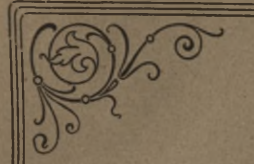
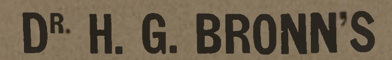




# Dr. H. G. BRONN'S
## Klassen und Ordnungen
des
# TIER-REICHS,
wissenschaftlich dargestellt

**in Wort und Bild.**

---

**Dritter Band.**

**Mollusca (Weichtiere).**

Neu bearbeitet von

**Dr. H. Simroth,**
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

*119., 120. u. 121. Lieferung.*

**Leipzig.**
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1911.



diesem Typus die Resorption noch in der Leber statt hat oder im Darm selbst, ferner ob und wie das Magenepithel secretorisch mitwirkt, scheint noch eine offene Frage.

Die Speicheldrüsen liefern Schleim zum Einweichen des Bissens, zugleich ein diastatisches Ferment zur Stärkeverdauung. Bei den Agnathen aber scheint sich eine andere Funktion anzubahnen. Die schärfer umrissene Form der Drüsen und die stärkere Ausstattung der Ausführwege mit Muskelbelag deutet wohl ein energischeres Ausspritzen an, wobei zu untersuchen bleibt, inwieweit eine Veränderung des Secrets stattgefunden hat, um, etwa durch Säuregehalt, die Beute zu betäuben.

Der Darm der Basommatophoren, welche naturgemäß mit der Nahrung zugleich Wasser aufnehmen, zeigt nur ein gleichmäßiges Wimperepithel. Anders die Landformen. Hier tritt die Flimmerung etwas zurück, dafür aber sind überall becherförmige Schleimdrüsen eingeschaltet, um den Weg schlüpfriger zu machen, weniger allerdings vor, als hinter der Lebermündung. Eine besondere Anhäufung solcher Drüsen findet sich oft, um die Kotentleerung zu erleichtern, als Rectaldrüse am Enddarm in verschiedener Entfernung vom After.

Der Ort der Resorption ist nicht durchgehends festgestellt. Denn wenn auch die Leber nachweislich bei vielen, namentlich Herbivoren, in erster Linie diese Funktion übernimmt, so haben doch Gartenauer, R. Monti, Yung u. a. in vielen Epithelzellen mindestens Fett nachgewiesen, das wohl nur aus der Nahrung stammen kann. Bei *Limax* enthalten die Epithelien auch Glykogen. Es bleibt zu prüfen, ob diese Stoffe erst im Säftekreislauf hierhergewandert oder, was wohl wahrscheinlicher, ob sie hier resorbiert sind. Ebenso deutet sowohl die Auflösung der Beute im Magen der Agnathen, wie dessen beinahe zottige Struktur, auf lebhafte Resorption in diesem Darmteil. Dagegen erscheint der Mittel- oder Dünndarm hinter der Leber mindestens nicht besonders befähigt zur Resorption, schon seiner vorwiegend glatten Wände halber. Seine verschiedene Länge zeigt zwar Beziehungen zur Nahrungsweise, jedoch nicht durchgreifend. Er ist am kürzesten bei den meisten Agnathen, also Raubschnecken; doch lassen die Glandiniden, *Paryphanta* u. a. keinen Unterschied von Heliciden und anderen Phytophagen erkennen. Den längsten Darm haben die Oncidiiden als spezifische Sandfresser. Die Länge scheint hier lediglich durch die Menge unverdaulichen Ballastes bedingt; und dasselbe Prinzip gilt für die Herbivoren gegenüber den räuberischen Agnathen.

Die Verstärkung des Muskelbelags und die damit verbundene Gliederung des Magens hat mit der Zerkleinerung der Nahrung nichts zu tun, ein Kaumagen existiert nicht. Die Erweiterung des Darms um die Lebermündungen, also der Stiefel oder das Pylorusdivertikel, mag es mit der Vorderdarmerweiterung kontinuierlich zusammenhängen oder durch eine Einschnürung davon getrennt sein, beschränkt sich auf die Herbivoren

oder Omnivoren und auf die Sandfresser, bei denen die Resorption im wesentlichen in der Leber statt hat. Dementsprechend findet sich hier der dicke Muskelbelag, um die Nahrung in die Leber zu pressen. Wo eine Vorder- und eine Hinterleber vorhanden ist, da bildet sich der Muskelring, der aus zwei Hälften bestehen kann, zwischen beiden Lebermündungen aus, deren unmittelbare Umgebung selbst indes weich bleibt. Wo die Hinterleber fehlt, da greift der Muskelbelag bis auf den Fundus des Muskel- oder Kaumagens über. Am schärfsten ist die Differenzierung bei den reinen Sandfressern. Die Gallenrinnen verengern durch ihre Falten das Lumen so, daß nur die Nahrung, aber nicht der Sand in die Lebern eintritt. Ähnlich ist es bei den Herbivoren, wo die gröberen Pflanzenteile ebenfalls im Magen zurückbleiben. Gegen den Druck solcher Hartgebilde ist er durch seine starke Cuticula geschützt, die das Maximum bei den Sandfressern erreicht.

Nach dieser Auffassung richten sich die einzelligen Drüsen in der Darmwand und die lokale Differenzierung der Muskulatur lediglich nach der aufgenommenen Nahrung in mechanischer Hinsicht, die Schleimzellen schaffen nach Bedarf Feuchtigkeit, die Muskeln sorgen für die Beförderung der Nahrung in die Leber, bei den niedersten Formen in toto, bei der Belastung mit Mineralien und harten Pflanzenteilen so, daß nur oder vorwiegend die feinen, wertvollen Partikel in die Lebergänge eintreten. Wenn der Sitz der Resorption bei den Carnivoren auch noch fraglich ist, so scheint doch so viel sicher, daß ein Magen mit eigener Verdauung durch Magensaft nirgends vorkommt. Daß bei den Raubschnecken die naheliegende saure Reaktion in der Vorderdarmerweiterung ausgeschlossen ist, wird wohl durch die unverletzten Kalkgehäuse bezeugt, die sich gelegentlich finden. Die Kalklösung und -aufnahme muß zum mindesten sehr langsam erfolgen.

Auf die Rolle des Glykogens im Stoffwechsel kommen wir erst später.

Ist somit das Verständnis einigermaßen geklärt, so bleiben doch einzelne Vorkommnisse noch durchaus problematisch, zunächst

das Divertikel am Vorderdarm von *Amphibola* weit vor den Lebern, und der Blindsack an der gleichen Stelle von *Parmacellilla.* Ich habe beide mit dem Coecum zusammengestellt, das bei niederen Mollusken den Krystallstiel bildet, obgleich ein solcher sich nicht darin findet. Die Komplikation der betreffenden Vorderdarmstelle bei *Amphibola* weist so wie so auf Einrichtungen hin, die vermutlich mit irgendwelcher Beschaffenheit der noch unbekannten Nahrung zusammenhängen.

Ebenso unsicher bleibt die Bedeutung der Enddarmanhänge, die ebenfalls an zwei ganz verschiedenen, weit voneinander entlegenen Stellen im System auftreten; es sind

der Blinddarm mancher Limaciden, und

die schlauchförmige Rectaldrüse mancher Oncidiiden.

Bei der letzteren liegt wohl eine morphologische Vergleichung mit dem

Tintenbeutel der Cephalopoden nahe, wiewohl damit für das Verständnis nichts weiter gewonnen ist. Sollte sich die hypothetische Deutung, die ich dem *Limax*-Blinddarm gegeben habe, als Rest des ursprünglichen, nach dem Körperende ziehenden Darms, durch die Embryologie stützen lassen, so würde sich möglicherweise die gleiche Auffassung für die Rectaldrüse der Oncidiiden ergeben. Dann aber würde für diese nur noch das ampullenartige Darmende im Integument als Rectum zu gelten haben, was wieder eine Verschiebung gegenüber den Vaginuliden bedingen würde; denn dann wäre der Darm bei den Vorläufern der Oncidiiden vermutlich gar nicht erst so weit in das Integument eingetreten, wie es ein Vaginulidenstadium als Zwischenstufe verlangt.

## Nachträge.

### Über den Bau des Pharynx und seine Muskulatur.

Soeben ist eine Arbeit*) erschienen über die Muskulatur des Schlundkopfes, welche Berücksichtigung erheischt und zugleich einige Nachträge aus der zerstreuten Literatur gestattet.

Merton behandelt den Bau der Muskelfasern im Pharynx von *Planorbis*, weniger von *Helix*. Lebert hatte früher schon für *Limax* Querstreifung angegeben.**) Andere Angaben, welche auf doppelte Schrägstreifung hinauslaufen (Schwalbe, Fol), zieht Merton in Zweifel, da er nirgends spiral-fibrilläre Struktur fand. Oft scheint Querstreifung vorgetäuscht worden zu sein, entweder durch die Anordnung der Plasmakörner im axialen Markraume oder durch das fibrilläre, interfasciculäre Bindegewebe, welches die des Sarcolemms entbehrenden Muskelfasern umspinnt. Wo wirkliche Querstreifung im Pulmonatenmuskel vorhanden, tritt sie nur vorübergehend auf als Produkt der Tätigkeit und verschwindet wieder nach einiger Zeit der Ruhe, so daß ein prinzipieller Unterschied gegenüber der glatten, wie ihn Vigier und Vlès beim Herzen (s. u.) annehmen, in Wirklichkeit nicht existiert. So erklärt sich Loisels***) Befund, wenn er im Schlundkopf von *Helix aspersa* bei manchen Individuen nur glatte, bei anderen teils glatte, teils quergestreifte fand. Bei *Planorbis* fand Merton, daß sich die Querstreifung an den Muskelfasern der Bucca nur erhält bei Anwendung bestimmter Reagenzien, z. B. Sublimatalkohol. Oft wechseln dann hellere und dunklere Scheiben gleichmäßig ab (Textfig. 121 *A*), bald ist abwechselnd ein breites und ein dunkles Band der hellen Substanz eingefügt (*B*), bald fallen auf jedes schmale zwei breite (*C*).

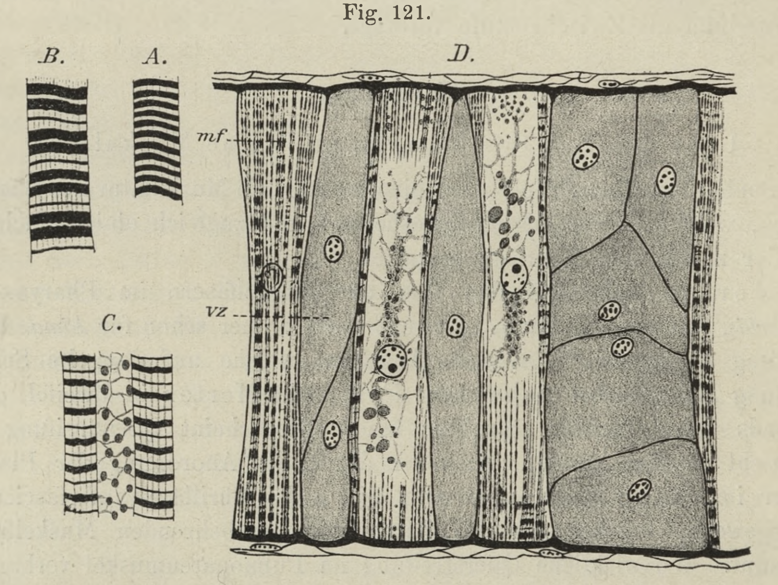
*) H. Merton. Quergestreifte Muskulatur und vesiculäres Gewebe bei den Gastropoden. Zool. Anz. 27. 1911.

**) H. Lebert. Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gastropoden. Arch. f. Anat. et Physiol. 1846.

***) G. Loisel. Les cartilages linguaux des Mollusques. Journ. de l'Anat. et Physiol. Paris. XXIX. 1893.

So in den Pharynxmuskeln. Anders im Stützbalken der Radula, an den jene sich ansetzen. Dieses Gerüst besteht teils aus kurzen Muskelfasern von besonderer Dicke, wie sie schon Semper sah, teils aus vesiculärem Gewebe, beide von einer perichondralen Schicht umschlossen. Die Muskelfasern, welche die Wand vom inneren zum äußeren Perichondrium durchsetzen (Textfig. 121 *D*), sind vorn überwiegend, nachher treten sie bei *Planorbis* stärker, als bei *Helix*, gegen das vesiculäre Gewebe zurück. Dieses hat zwar große Zellen mit dünnen Wänden, kann aber nicht dem chordoiden Gewebe Schaffers*) zugerechnet werden, da die scheinbaren

Fig. 121.




*A—C* Stücke quergestreifter Muskelfasern von *Planorbis*. *A* und *B* aus der Pharynxmuskulatur. *C* aus der Radulastütze. *D* Partie aus der Radulastütze von *Planorbis* im Längsschnitt. *mf* Muskelfaser. *vz* vesiculöse Zelle. Nach Merton.

Zellmembranen nur einfache Scheidewände sind, es ist chondroid, während es bei vielen Prosobranchien durch Verdickung der intercellularen Septen zu echtem Knorpel wird. Dieses vesiculäre Gewebe findet sich bei Pulmonaten, Prosobranchien und Tectibranchien, fehlt aber den Nudibranchien (wenigstens *Aeolis*) so gut als Paryphanta nach Beutler (s. o). Bei *Helix* fanden sich Stellen im Stützbalken, wo das Chondroidgewebe in Entwicklung begriffen war, nämlich gehäufte Zellen, die fast nur aus Kernen bestehen und in amitotischer Teilung begriffen sind. Man darf diese Anfangsstadien von vesiculären Zellen angesichts der von M. Krahelska von der Weiterbildung der Niere gemeldeten Tatsachen (s. u.) wohl für eingewanderte Blutzellen halten. Die Vollendung der Zellen im

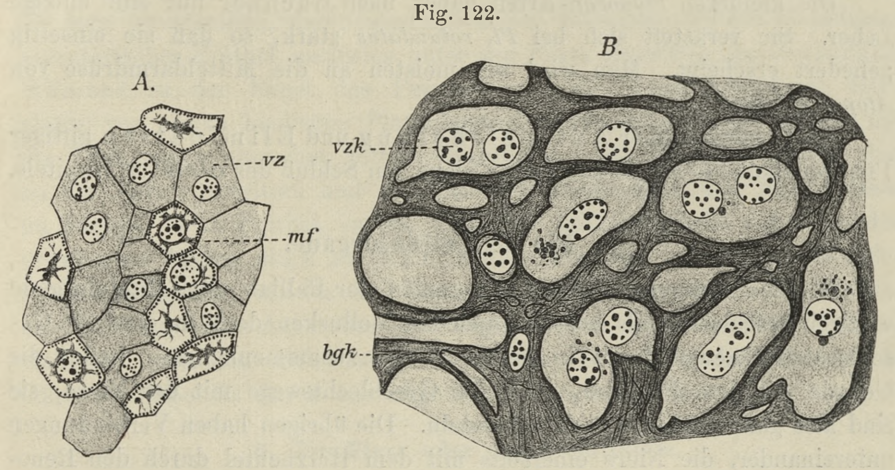
*) J. Schaffer. Über den feineren Bau des sogenannten Zungenknorpels der Gastropoden. Verhdlgen. der k. k. zool.-bot. Ges. Wien. LVI. 1906.

Zungengerüst erfolgt dann durch Aufnahme von Flüssigkeit, Ausbildung der Septa usw.

Die Muskelfasern zeichnen sich aus durch einen großen Markraum und eine schmale Rinde (Textfig. 122 *A*). Der axiale Körper hat einen Kern mit Karyosom und ein reticuläres Plasmanetz mit eingelagerten homogenen Kugeln. Die Rinde hat einen großen Reichtum an quergestreiften Fibrillen. Die Muskeln wirken wohl als Antagonisten gegen den Turgor des vesiculären Zwischengewebes, woraus die nötige Festigkeit des Stützbalkens resultiert.

Hier ist es am Platze, auf die blutrote Färbung hinzuweisen, mit welcher der Pharynx albiner, blaßgelblicher Individuen von *Limnaea* und *Planorbis* durch die Haut scheint. Bei *Planorbis* könnte man sie auf die gleiche Farbe des Blutes schieben, bei *Limnaea* kann sichs wohl nur um die Erwerbung von Hämoglobin in der tätigsten Muskulatur des ganzen

Fig. 122.




*Planorbis corneus.* *A* Partie aus einem Querschnitt durch die Radulastütze. *B* Stützgewebe aus dem hinteren Teile des Stranges, der die Radula ausfüllt. *bgk* Bindegewebskern. *mf* Muskelfaser. *vz* vesiculöse Zelle. *vzk* deren Kern. Nach Merton.

Organismus handeln, denn eine wache, in Locomotion befindliche Schlammschnecke läßt unausgesetzt ihre Radula spielen, so weit sichs nicht um irgendwelche Störung, Ausweichen vor einem Strudel oder dergl. handelt.

Merton hat weiter das vesiculäre Gewebe untersucht, das den Strang zusammensetzt, der die Radulascheide von obenher ausfüllt und meist nach Querschnittbildern als Pfropf bezeichnet wird (s. o.). Vorn hat jede Zelle ihre eigene Membran nach chordoidem Typus (wie in der Chorda dorsalis der Wirbeltiere). Je weiter nach hinten, um so mehr tritt eine feinkörnige Intercellularsubstanz auf, welche zuletzt überwiegt und das Bindegewebe sozusagen einschmilzt. Es entsteht Knorpel wie bei Vertebraten. Vorn haben die vesiculären Zellen einen oder zwei Kerne und sonst homogenen Inhalt, hinten werden sie von einer feinkernigen Masse

erfüllt, so daß ihre Zellgrenzen gegen die Zwischensubstanz fast verschwinden. Über dem Kern liegen Körnchen, die als Chromidien ihm zu entstammen scheinen.

Radula.

Innerhalb des so gleichmäßigen Testacellidengebisses scheinen Übergänge und Weiterbildungen vorzukommen. Bei einer afrikanischen *Ennea* beschreibt Thiele*) messerklingenartige Verbreiterungen an den äußeren Zähnen. Der südarabische *Zonites sabaeus* zeigt einen bemerkenswerten Übergang zu den Raublungenschnecken,**) denn die Radula hat jederseits nur noch 2 oder 3 dreispitzige Lateral- und etwa 17 einspitzige Marginalzähne. Durch Übergreifen der Marginalzähne bis zur Mitte würde das Testacellidengebiß erreicht sein.

Leber.

Die kleineren *Planorbis*-Arten haben nach Buchner nur eine einzige Leber. Sie verästelt sich bei *Pl. rotundatus* stark, so daß sie einseitig gefiedert erscheint. Man wird am meisten an die Mitteldarmdrüse von *Atopos* erinnert.

Bemerkungen über Aufspeicherung und Elimination giftiger Pflanzenalkaloide durch die Leber siehe am Schluß des nächsten Kapitels.

## V. Die Excretionsorgane.

Bei den Pulmonaten ist der Complex der Pallial- oder Mantelorgane weniger geschlossen als bei den anderen Mollusken deshalb, weil die Geschlechtswerkzeuge damit in keiner Weise zusammenhängen, weder die Gonade mit dem Pericard, noch die Geschlechtswege mit der Niere, sie sind also ganz unabhängig zu behandeln. Die übrigen haben Verbindungen untereinander, die Niere einerseits mit dem Herzbeutel durch den Renopericardialgang, andererseits häufig mit dem Enddarm, das Herz mit den Atemwerkzeugen. Dazu kommen die problematischen Beziehungen zwischen Harnleiter und Lunge, die bald den Ureter als einen neugebildeten Lungenabschnitt, bald die Lunge als erweiterten Ureter auffassen ließen. Alle zusammen, Genital-, Excretions-, Kreislauf- und Atemorgane haben höchstens das Gemeinsame, daß sie durchweg nur einseitig vorhanden sind, zum Unterschiede von den Vorderkiemern, man müßte denn den abnormen Fall einer doppelten, symmetrischen Penisanlage anführen, die nur bei Lungenschnecken, nie bei Prosobranchien zur Beobachtung kam. Auf jeden Fall ist die morphologische Unabhängigkeit der einzelnen Organe bei den Pulmonaten größer.

*) J. Thiele, Mollusken der Deutschen Zentralafrika-Expedition. Wissenschaftl. Erg. d. D. Zentralafrika-Exped. III. Zool. 1910.

**) J. Thiele, Eine arabische *Ennea* und Bemerkungen über andere Arten. Sitzungsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1910.

Das wesentliche Excretionsorgan ist das Nephridium, im einfachsten Falle ein Sack mit zwei häufig entgegengesetzten Öffnungen, von denen die eine in den Herzbeutel, die andere nach außen führt. Bei den meisten Pulmonaten schließt sich indes an die letztere ein Ureter an, der sowohl durch seinen Verlauf und seine bisweilen vorkommenden Aussackungen wie durch seine Mündung, bald in die Lunge, bald in den Enddarm, einen reichen Wechsel verrät, lauter Beziehungen, die zu systematischer Einteilung und Spekulation Anlaß gaben. Ein Teil davon ist hier, ein anderer im nächsten Kapitel bei den Atemwerkzeugen zu beachten.

### a. Pericard und Pericardialdrüse.

Streng genommen, hat das Excretionsorgan nicht mit der Niere, sondern bereits mit dem Herzbeutel zu beginnen; denn der ausführende Strom setzt im Pericard ein. Wenn es sich dabei im allgemeinen nur um flüssige Excrete, in erster Linie um ausgeschiedenes Wasser handelt, so ist doch zu beachten, daß neuerdings Rolle bei Limnaeen ein gesondertes excretorisches Epithel nachwies unter der Form einer Pericardialdrüse. Während in der Regel das Pericard und das darin befindliche Herz glatte, von einem niedrigen Plattenepithel überzogene Wände haben, hat die Vorkammer eine fast zottige Oberfläche. Die einzelnen Zotten sind an der Spitze erweitert und von Lacunen durchzogen, mit Muskelfasern im Innern. Das Epithel, in der Tiefe fast kubisch, flacht sich über den erweiterten Enden stark ab (XXI. 12, 13). Der Bau erinnert an den der Pericardialdrüsen, wie sie Grobben von *Haliotis* beschrieb. Es leuchtet ein, daß nicht eine Art Drüsenstoff abgeschieden, wohl aber Flüssigkeiten, vielleicht schwache Salzlösungen hindurch filtriert werden können, in höherem Maße als durch das allgemeine Pericardepithel.

### b. Die Niere oder das Nephridium.

Hallers Angabe, wonach *Siphonaria* paarige Nieren besitzen sollte, von denen die rechte in Rückbildung wäre, ist durch Köhler widerlegt, ebenso seine Behauptung von paarigen Nieren bei *Oncidiella*, die erst am Ende zu gemeinsamem Ausführgange miteinander verschmelzen sollten, durch Plate und v. Wissel. Damit ist die Frage, ob bei Pulmonaten noch paarige Nieren vorkommen, definitiv verneint.

Daß man die Niere anfangs falsch deutete als kalkabscheidendes Organ, wie es Swammerdam tat, als „sac de viscosité“ nach Cuviers Bezeichnung u. dergl., bis Merkel ihre wahre Natur definitiv feststellte, kommt für die moderne Schilderung nicht mehr in Betracht und verdient nur insofern die besondere Aufmerksamkeit des Historikers, als die Lungenschnecken zunächst das Substrat lieferten für Zergliederung und Spekulation; wohl aber sind einige andere Unklarheiten in der Nomenklatur richtig zu stellen. Wenn ein einfacher, gestreckter Nierensack sich gegen die äußere Öffnung, den Nierenporus zuspitzt, so be-

zeichnet Behme u. a. den verjüngten Teil als primären Harnleiter. Wenn dagegen, wie bei der Weinbergschnecke, der eigentliche Nierensack oder die Urinkammer sich durch einen engen Porus in einen Harnleiter öffnet. der in zwei Schenkel zerfällt, einen weiteren, der sich auf die Niere zurückschlägt und nach hinten zieht, und einen engeren, der neben dem Enddarm zum äußeren Nierenporus verläuft, dann nannten manche Autoren den rückläufigen Schenkel „Nebenniere“ und den Darmharnleiter (nach Sempers Ausdruck) den sekundären Ureter. Der Struktur nach ist aber keine Nebenniere da (s. u.), und der rückläufige Schenkel wird jetzt allgemein als primärer Ureter angesehen. Dann sollte jedoch auch der verjüngte Teil einer gestreckten Niere, sofern nicht eine innere Scheidung vorhanden, nicht primärer Ureter heißen, sondern einfach zur Niere selbst gerechnet werden. Entsprechend erheben sich Schwierigkeiten wegen der Bezeichnung der verschiedenen Öffnungen. Der Ausdruck Nephrostom bedeutet die Kommunikation zwischen Pericard und Niere, wobei man freilich nicht weiß, welches Ende des Renopericardialganges gemeint sein soll, am richtigsten wohl das pericardiale. Doch genügt es, den Namen, dem nur eine vorgefaßte Meinung über den phyletischen Zusammenhang zwischen Mollusken und Anneliden zugrunde liegt, fallen zu lassen und einfach vom Renopericadialgange (Nierenspritze, Nierentrichter) zu reden. Anders ist es mit der zweiten Öffnung der Niere, durch die der Harn abfließt. Wo ein Harnleiter fehlt, führt diese Öffnung nach außen (eventuell in die Lunge); wo er aber vorhanden ist, und zwar namentlich mit der Scheidung in primären und sekundären Ureter, da wird jene Öffnung ins Innere verlegt, und es kommt noch die äußere Öffnung des Ureters hinzu. Das einfachste ist wohl, hier von äußerem und innerem Nierenporus zu reden.

Im großen und ganzen kommt auf diese scharfe Unterscheidung nicht viel an, denn wenn sie auch für die große Masse der Pulmonaten von Wichtigkeit ist und historisch sich die schärfsten Diskussionen daran knüpfen, so gibt es doch eine Reihe von Formen mit anderen Typen, mit komplizierten engen Harnleitern nämlich, wo das excretorische Epithel unter Umständen sich weit in den engen Ausführgang hinein erstreckt und eine scharfe morphologische Trennung vereitelt. Dabei bleibt es auffällig, daß sowohl die kompliziertesten, wie die einfachsten Verhältnisse gerade innerhalb der primitivsten Gruppen zusammentreffen, so daß eine einfach systematische Besprechung unmöglich ist; denn es ist vorläufig noch in keiner Weise zu entscheiden, ob diese Dinge mit prinzipiellen phyletischen Differenzen zusammenhängen, oder ob ein rein ontogenetisches Moment in Frage kommt, die Erhaltung der embryonalen, gewundenen Urniere nämlich und ihre Verbindung mit dem definitiven Nephridium. Wir kommen auf die Frage zurück. Überflüssig zum mindesten ist die Bezeichnung eines erweiterten rückläufigen, primären Ureters als Harnblase, wie sie verschiedentlich vorkommt.

### 1. Der allgemeine Bau.

Die Verbindung des Nephridiums mit dem Herzen bedingt die unmittelbare Nachbarschaft beider Organe, die Beziehungen zur Lunge wechseln ungemein.

#### α) Beziehungen zwischen Pericard und Nephridium.

Im allgemeinen schließt sich die Niere auf der rechten Seite an den Herzbeutel an; eine Verschiebung in dieser Hinsicht besteht bei den Testacellen, im Anschluß an die gewaltige Ausdehnung des Vorderkörpers und die Verdrängung der Pallialorgane an das Körperende, die eine Verdrängung der Lunge und der Nachbarorgane zur Folge hat (s. u.).

Handelt sichs hier nur um eine leicht verständliche Verlagerung, so stehen die Arioniden viel schroffer abseits, denn bei ihnen bildet die Niere einen geschlossenen Ring, der das Pericard umschließt. Meine Annahme, daß der Ring bei *Arion* hinten eine Scheidewand enthalte und nur ein geschlossenes Hufeisen bedeute, widerlegte Plate, indem er völlige Kontinuität nachwies. Ebenso fand ichs bei nordamerikanischen Vertretern, *Hesperarion* u. a., auch bei *Anadenus*; Pilsbry und Vanatta für alle Amerikaner schließen sich an. Ebenso ist es bei *Oopelta*. Bei den verwandten Philomyciden glaube ich die Lösung gefunden zu haben. Während die großen *Philomyces*-Arten dasselbe Verhalten zeigen wie die Arioniden, hält sich die Niere bei den kleinsten fast nur rechts vom Pericard und läßt die linke Seite frei; bei den Mittelformen reichen Vorder- und Hinterende nach links hinüber bis zur gegenseitigen Berührung. Die allmähliche Umwandlung läßt sich genau verfolgen, so daß auch dieser Ausnahmefall seine Aufklärung findet, zumal der anatomisch erschlossene Weg für *Arion* auch seine entwicklungsgeschichtliche Bestätigung gefunden hat durch P. Heyder.*)

Da der für die Pulmonaten zuerst von Nüsslin aufgefundene Renopericardialgang bei genauerer Untersuchung überall sich nachweisen ließ, liegt kein Grund vor, seine Existenz bei nicht geprüften Formen in Zweifel zu ziehen. Wesentliche Unterschiede in der Lage der Nierenspritze, wie Bergh den Gang nannte, scheinen nicht zu bestehen, er ist im allgemeinen dem Vorhof benachbart.

#### β) Systematische Schilderung.

Wenn auch die Nierenverhältnisse keineswegs durchweg dem üblichen System parallel sich entwickeln, so sind doch wohl die Grundlagen für eine Neuordnung noch nicht hinreichend, daher ich der gewohnten systematischen Anordnung folge. Von der histologischen Struktur verzeichne ich die allgemeinen Angaben gleich mit, um später auf die genaue jüngste Arbeit einzugehen (s. u.).

---

*) P. Heyder, Die Entwicklung der Lungenhöhle bei *Arion*. Zeitschr. f. wiss. Zool. XCIII. 1909.

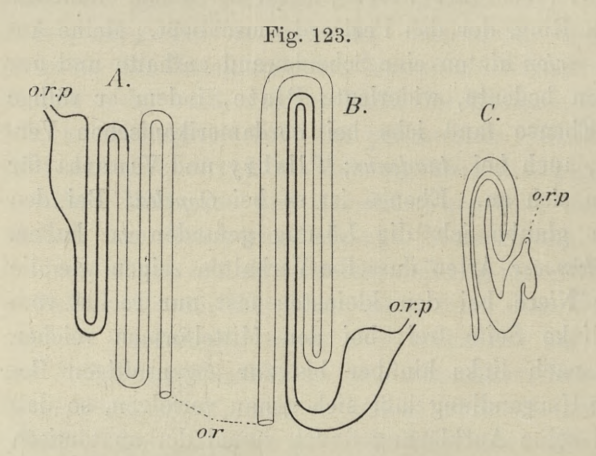
### Basommatophoren.

Sie zerfallen in zwei scharf getrennte Gruppen, die eine ohne jeden Harnleiter, die andere mit einem besonders komplizierten.

#### a) Basommatophoren mit kompliziertem Harnleiter.

Die Gruppe setzt sich zusammen aus den beiden Ancyliden und *Gundlachia.* Für *Ancylus lacustris* stellte Sharp zuerst die Verhältnisse fest, André gab eine genaue Vergleichung von *A. fluviatilis* und *A.* (*Velletia*) *lacustris,* Pelseneer fügte *Gundlachia* hinzu. Auf die weitere Niere folgt ein langer, enger, in vier Schenkeln gewundener Schlauch in verschiedener Anordnung bei den beiden Ancyliden (s. Textfig. 123 A und B). Er stellt indes nur in seinem distalen Abschnitt den Ureter dar, der proximale Abschnitt gehört seiner Struktur nach noch zur Niere selbst. Deren weiter Teil ist von einer Bindegewebshülle umgeben und mit dem excretorischen Epithel, das in Falten rings vorspringt, ausgekleidet. Die Epithelzellen haben große Vacuolen mit derben gelben Concrementen, die durch Ruptur der Vacuole, durch Defaecation also, entleert werden. Dasselbe Epithel kleidet den engen Gang aus, soweit er zur Niere gehört; auch die Faltenbildung tritt zurück. Der eigentliche Ureterabschnitt trägt ein gleichmäßiges Flimmerepithel. Doch ist zu bemerken, daß André auch das secretorische Epithel der Niere mit Wimpern darstellt, vermutlich dieselbe Verwechslung, die früher öfters vorkam, z. B. bei Keferstein an der Stylommatophorenniere. Ebenso verhält sich *Gundlachia*, nur daß hier der ganze eigentliche Nephridialabschnitt weiter bleibt und am Anfange, an der Urinkammer, ein kleines Coecum hat (Textfig. 123 C). Das ganze Organ liegt, da eine Lungenhöhle fehlt, im Mantel. Wie sich *Protancylus,* der noch eine Atemhöhle besitzt, in bezug auf die Niere stellt ist leider nicht untersucht.

Fig. 123.




Niere von *A. Ancylus fluviatilis. B A.* (*Velletia*) *lacustris. C Gundlachia.* Die starken Striche bedeuten den excretorischen Anteil. *o.r* äußerer Nierenporus. *o.r.p* Renopericardialgang. *A* und *B* nach André. *C* nach Pelseneer.

#### b) Basommatophoren ohne Harnleiter.

Zur zweiten Gruppe scheinen alle übrigen Basommatophoren zu gehören, einschließlich der halophilen. Meist öffnet sich der einfache Nieren-

sack auf einer vorspringenden Papille in die Atemhöhle. Im einzelnen bestehen vielfache Differenzen in bezug auf Größe, Form und Lage des Nephridiums, die Trennung des secretorischen Abschnittes vom ausführenden und die Lage des Nierenporus.

Die Auriculaceen, von denen Plate *Pythia*, Pelseneer*) *Auricula*-Arten genauer untersucht haben, dürften insofern an den Anfang zu stellen sein, als bei manchen der Nierenporus am weitesten in der Atemhöhle zurückliegt. Das Nephridium liegt an der Decke, zieht quer herüber nach rechts und öffnet sich ohne Papille (Textfig. 125 *A*). Ein Ureter ist nicht abgesetzt. Vorspringende Lamellen bedingen schwammige Struktur. Souleyets erste Abbildung von *Au. brunnea* stimmt damit überein.

Von den Süßwasserformen ist *Limnaea* natürlich vielfach seziert. Behme beschreibt das Nephridium von *L. stagnalis*. Die Basis reicht fast bis zur linken Wand der Lungenhöhle, und ihr vorderer Rand begrenzt den Atemraum nach vorn. Der Hinterrand erscheint ein wenig geknickt, weil die Drüse in zwei Zipfel ausläuft, die durch lockeres Bindegewebe verbunden sind. Die stark lamelläre Drüse verjüngt sich allmählich in den Ausführgang, der 2 mm hinter dem Pneumostom ausmündet. Zwischen ihm und dem Nierenporus verlaufen zwei feine Falten, die vermutlich den entleerten Urin weiterleiten. Das von Semper zu Unrecht ein Abschluß zwischen Nephridium und Ureter angegeben wurde, ist bereits erwähnt. Bemerkenswert ist Behmes Beobachtung, daß die Niere der Limnaeen bald grell gelb, bald schwarzbraun, bald ganz unregelmäßig gezeichnet ist, je nach dem Wasser, in dem das Tier lebte. Längeres Liegen in reinem Wasser zieht die Verunreinigungen aus, so daß lediglich die Färbung der gelben, geschichteten, kugeligen Concremente Geltung behält. Daß das Pericard Reste von einer Pericardialdrüse enthält, wurde erwähnt.

*Physa* verhält sich entsprechend, nach Behme, ebenso *Chiline* nach Plate, ebenso *Latia* nach Pelseneer. Wenn bei diesen der proximale Teil also secretorisch, der distale leitend ist („partie vectrice"), so greift doch die Faltenbildung im Innern auch auf den letzteren über und verwischt den Unterschied noch mehr.

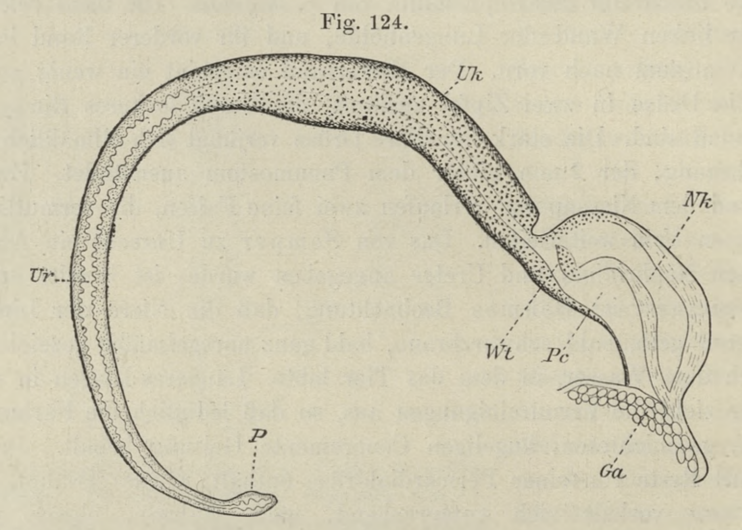
*Planorbis* schließt sich zwar an, aber doch unter starker Umwandlung, wobei zunächst die ungemein lange Atemhöhle eine entsprechende Verlängerung der Niere zur Folge hat, zumal bei den kleineren Arten. Buchner (720) will, ohne scharfe Trennung, drei Abschnitte unterscheiden, den etwas blasig erweiterten Nierenkopf, der das Pericard von unten umfaßt und an die Eiweißdrüse stößt, die langgestreckte Urinkammer und den Ureter, der hinter dem Pneumostom auf einer kräftigen, von Paasch entdeckten Papille mündet. Der Nierenkopf geht durch eine enge Spalte in die Urinkammer über, diese aber ohne Absatz in den Ausführgang. Die Urinkammer hat das stärkste Secretgewebe auf den

---

*) P. Pelseneer, Sur divers opisthobranches. Bruxelles 1894.

vorspringenden Lamellen. Ihr secretorisches Epithel oder die Nephrocyten dringen nur wenig in den Anfang des Nierenkopfes (Textfig. 124) ein, der vielmehr ein niedrigeres Epithel aus kleineren Zellen mit nahezu homogenem Inhalt enthält, zugleich unter Verlust der Faltenbildungen. Bemerkenswert ist noch das Übergreifen des Nierenkopfes über den Renopericardialtrichter, der vielmehr neben der Übergangsstelle zur Urinkammer mündet (Textfig. 124 *Wt*). Die Urinkammer, bandartig gestreckt, erscheint im Querschnitt dreieckig, weil die Seitenwände keilförmig nach unten vorspringen, ihr Lumen verschwindet fast wegen der reichen Lamellenbildung. Ihr Epithel setzt sich indes in das des Ureters fort, doch unter scharfer histologischer Trennung, die Vacuolen hören plötzlich auf, die Zellen werden kleiner und flimmern. Das Epithel des Harnganges in der Papille

Fig. 124.




Planorbisniere im Längsschnitt. *Ga* Eiweißdrüse. *Nk* Nierenkopf. *P* Endpapille. *Pc* Pericard. *Uk* Niere (Urinkammer). *Ur* Ureter. *Wt* Renopericardialgang (Wimpertrichter). Nach Buchner.

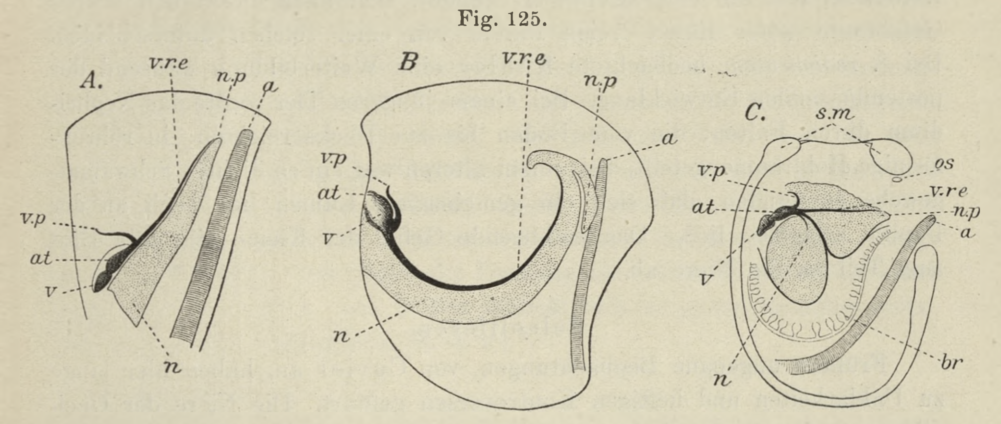
setzt sich wiederum scharf gegen das der Lungenhöhle ab, das wieder aus viel kleineren Zellen zusammengesetzt ist. Soweit die Lamellen in der Nierenwand reichen, dringen nicht nur hämolymphatische Lacunen ein, sondern das Bindegewebe enthält große rundliche Kalkconcretionen, die Moquin-Tandon verleiteten, eine Beziehung zur Schalenbildung anzunehmen. Buchner denkt schon beim Nierenkopf an Beziehungen zu einer Pericardialdrüse, und es ist wohl anzunehmen, daß es sich in der Tat um irgendwelche Abscheidung vom Pericard aus handelt, auch wenn der Kopf außerhalb liegt. Wir hätten also drei Abschnitte mit verschiedener Struktur und verschiedener Aufgabe, nämlich:

Den Nierenkopf für Ableitung löslicher Pericardabscheidungen,
die Urinkammer als das eigentliche Nephridium und
den Ureter für Entleerung des Secrets nach außen. —

*Pulmobranchia* (*Physa lamellata* Smith-*Isidora* [*Bulinus*] *lamellata Sar.*) hat eine andere Eigentümlichkeit erworben. Pelseneer vindiziert ihr eine Niere (Textfig. 125 *B*) wie den Limnaeen, an der Decke der Atemhöhle, mit der Concavität nach vorn gerichtet. Die Mündung aber liegt nicht auf einer Papille, sondern das Endstück biegt sich um und schlägt sich auf den weitergehenden Teil zurück, so daß ein zwar kurzer, aber doch deutlicher primärer Ureter gebildet wird.

Von den Halophilen, die durchweg einfache Verhältnisse zeigen, hat *Gadinia* nach Pelseneer und Plate ein sehr großes Nephridium im Manteldach, es mündet auf kleiner Papille im Anfang des Atemganges. Der große Hohlraum wird verengert durch Lamellen und Zotten, und die außen durchscheinenden Lamellen sind so regelrecht angeordnet, daß sie Philippi und Dall Anlaß geben zur Verwechslung mit einer Kieme, wie

Fig. 125.




Pallialorgane von *A. Auricula myosotis*. *B. Pulmobranchia* (*Isidora*) *lamellata*. *C. Siphonaria algesirae*. *a* After. *at* Atrium des Herzens. *br* Kieme. *n* Niere. *n.p* äußerer Nierenporus. *os* Osphradium. *s.m* Schalenmuskel. *v* Ventrikel des Herzens. *v.p* Pericardialvene. *v.re* ausführende Nierenvene. Nach Pelseneer.

sie ähnlich Semper bei *Auricula,* Clark bei *Otina* passiert war. Pelseneer wendet sich gegen Lacaze-Duthiers' Angabe, daß der Kern der Nephrocyten als Ablagerungszentrum der Concretion diene. Es sind die üblichen Vacuolen vorhanden, wiewohl der Kern für die Abscheidung keineswegs ohne Bedeutung ist (s. u.).

*Otina* und *Amphibola* verhalten sich nach Pelseneer ganz ähnlich, man kann sie an *Limnaea* anschließen. Bei *Otina* wird das Pericard von zwei Seiten vom Nephridium umfaßt, ähnlich wie bei *Auricula.* Ein großer Teil des Blutes der Lungenvene durchströmt die Niere. Eine gute Abbildung der Niere von *Amphibola* gab schon Quoy (s. Kefersteins Bearbeitung in diesem Werke).

Von *Siphonaria* endlich wurde schon bemerkt, daß die Niere nicht paarig ist, wie Haller angab, sondern sich in das allgemeine Schema einfügt. Ein Unterschied in der Konfiguration liegt in der topographischen

Anordnung, der Hauptteil liegt, wie gewöhnlich, an der Decke der Mantelhöhle, aber ein etwas kleinerer Lappen schlägt sich links neben dem Pericard auf deren Boden herab, wohin er durch die neugebildeten Keime gedrängt ist. Die Angaben von Plate, Pelseneer und Köhler lauten gleich (s. Textfig. 125 *C*). Frühere Täuschungen, welche im oberen Nierenlappen die Lunge erblicken wollten, sind bereits von Hutton und Lacaze-Duthiers korrigiert worden. Da Köhler drei kleinere Arten untersucht hat, die miteinander übereinstimmen, wird Hallers abweichende Schilderung der Verhältnisse von *S. gigas* um so unwahrscheinlicher. Bei *S. pectinata* schwillt nach Köhler der obere Nierenlappen gegen den Nierenporus zu an. Dieser liegt auf einer kräftigen Papille, die sich über die Kieme hinweglegt. Sie ist indes nicht ganz frei, sondern durch ein Frenulum am Dach der Atemhöhle befestigt; und dieses Frenulum trägt sekundäre Blättchen, die wie eine Kieme erscheinen, sich aber durch den weiten Gefäßraum unter ihrem freien Rande von einer solchen unterscheiden. Bei *S. redimiculum* beobachtete Köhler eine Weiterbildung während der postembryonalen Entwicklung. Bei einem jüngeren Tier wurde das Nephridium durch Falten, die vom Boden bis zur Decke reichten, in röhrenförmige Hohlräume geteilt, bei einem älteren war ein so dichtes Schwammgewebe entstanden, daß sich ein gemeinsames Lumen nur noch an der Papille erkennen ließ. Das zuführende Gefäß der Kieme gibt sein Blut zum Teil an die Niere ab.

### Soleoliferen.

Frühere ungenaue Beobachtungen, von Cuvier an, haben hier lange zu Unklarheiten und heftigen Kontroversen geführt. Die Niere der Oncidiiden wurde mit der Lunge zusammengeworfen, woraus v. Ihering eine Stütze für seine Theorie vom doppelten Ursprung der Pulmonaten als Nephropneusten s. Stylommatophoren und Branchiopneusten s. Basommatophoren ableitete, worin ihm Semper, doch ebenfalls auf Grund ungenügender Untersuchungen, widersprach. Joyeux-Laffuie wiederholte v. Iherings Fehler. Haller beschrieb unter genauer Abbildung paarige Organe. Diese Dinge sind durch Bergh, Plate, v. Wissel und Stantschinsky richtig gestellt worden.

Für die Vaginuliden sind die Akten auch jetzt noch nicht geschlossen. Denn wenn auch Siegert, Plate, Sarasins und Fischer die Nierenverhältnisse geklärt haben, ist doch Pelseneer mit der Behauptung aufgetreten, daß auch die sog. Lunge dem Ureter zuzurechnen sei.

Für *Atopos* haben Sarasins die genauere Untersuchung geliefert.

Die Verhältnisse liegen bei den drei Gruppen ziemlich verschieden. Verfolgen wir die Ergebnisse, soweit sie vorliegen.

a) Rathouisiiden.

Die Angaben, die ich für *Atopos* machte, sind nicht durchgreifend. P. und F. Sarasin haben sie richtig gestellt, wenn auch die Deutung der

Atemhöhle als rudimentär, wenigstens in dem Sinne von „rückgebildet“, bezweifelt werden kann (s. u.). Mit dem Enddarm zusammen mündet die Vagina, die Atemhöhle und mittelbar auch die Niere in die Mantelrinne. Von da schlägt sich ein kreisförmiger Komplex über den Rücken unter dem Notum hinüber bis zur linken Mantelrinne. Der ganze Umkreis mit Ausnahme eines Sektors wird von der sichelförmigen Niere eingenommen. Ihr Bau ist dicht trabekulär mit radiärer Strahlung. Der ausgeschnittene Sektor, unter dem das Pericard liegt, mit der Niere zugewandtem Vorhof, wird zum größeren Teile von einem Raume eingenommen, den ich als Lunge deutete. Sarasins zeigen aber, daß die Verhältnisse komplizierter liegen. Der Renopericardialgang sitzt der etwas verengerten Einmündungsstelle des Ureters in die Niere auf. Der Ureter, der ein weites Lumen hat, ist ein zu einer Schlinge gebogenes Rohr, das sich am proximalen Ende zu einem Blindsack erweitert. Distal mündet er klaffend in die kleine Atemhöhle, die sich wieder mit dem Enddarm zusammen nach außen öffnet. An der Umbiegungsstelle sitzt dem Harnleiter eine umfangreiche Schleimdrüse an, welche bei den Vaginuliden ihr Pendant findet (s. u.). Die Deutung der Atemhöhle bleibt wohl fraglich. Wenn man sie nach Pelseneers Auffassung der Vaginuliden beurteilt, muß man sie für einen Abschnitt des Harnleiters erklären. Leider haben Sarasins keine histologische Analyse gegeben. Ich sah im Inneren der ausleitenden Gänge nur Zylinderepithel, was gegen die Deutung als Lunge in physiologischem Sinne sprechen würde. Am besten schließt sich der ganze Komplex jedenfalls an den der Vaginuliden an (s. u.).

b) Oncidiiden.

Die durchweg entwickelte Lungenhöhle, die neben dem After und von ihm am Hinterende getrennt ausmündet, hat ein wohlgesondertes, schlauchförmiges Nephridium zum Nachbarn. Es greift im allgemeinen in einem nach vorn offenen Halbkreis vor der Lunge herum und trifft mit ihr rechts vorn am Pericard zusammen, mit dem der Renopericardialgang, den noch Joyeux-Laffuie bei der erwachsenen *Oncidiella* vermißte, durchweg in der Nähe des Atriums die Kommunikation herstellt. Im einzelnen finden sich viele Verschiedenheiten und Complikationen, von denen Plate die allgemeinste Übersicht gab. Zunächst unterscheidet er eine symmetrische, eine halbsymmetrische und eine asymmetrische Form der Niere, in Anlehnung an die gleiche Gliederung der Lunge, je nachdem die linke Spitze ebenso weit oder weniger weit nach vorn vorragt als die rechte oder endlich beträchtlich hinter ihr zurückbleibt. Die symmetrische Niere, die wohl Haller den Anlaß gab zur Beschreibung eines paarigen Organs, findet sich bei den Gattungen *Oncidium*, *Oncidiella* und *Peronina*, die halbsymmetrische bei *Oncis*, die asymmetrische bei *Oncidina*. Die *Oncidium*-Arten zeigen die größte Mannigfaltigkeit zunächst im inneren Bau, der zwei Typen

aufweist. In dem lamellösen erheben sich viele Falten, die sich zu einem trabekulären Netzwerk verbinden und kaum einen gemeinsamen Hohlraum frei lassen, im anderen bedingen niedrige, unregelmäßige gestellte Falten ein geräumiges Lumen; der zweite Typus beschränkt sich auf *O. Amboinae*, die einzige Art aus dem Genus, die eine nur halbsymmetrische Niere hat, außerdem wiegt sie vor bei *Oncidiella*, wo allein *O. celtica* vereinzelte hohe Blätter aufweist. Die Form der Niere stellt sich bei *Oncidium* etwa so, daß ein „rückläufiger" Schenkel, tief im Atemgewebe der Lunge vergraben, rechts unten am Pericard liegt. Ein anderer Blindzipfel kann sich vorn am Pericard entlang ziehen. Dahinter erhebt sich der Nierenschlauch nach links, hinten und oben, um sich auf der linken Seite wieder entsprechend zu senken (XX, 1). In der Mitte ist er nach der Darstellung v. Wissels bei *Oncidiella* am schwächsten (1054). Er bildet namentlich an der Unterseite mehrere unregelmäßige Wülste und Ausbuchtungen, die, sowie der rückläufige Schenkel, wahrscheinlich für v. Ihering Veranlassung wurden, von Nebennieren zu reden. Auf der Unterseite, dicht links von der Medianebene, liegt die Verdickung, von der aus der Ureter beginnt. Wiewohl er nur kurz ist, ist er doch, im Gegensatz zu den Basommatophoren der zweiten Gruppe, scharf von dem eigentlichen Nephridium getrennt. Dieses, das man als Urinkammer bezeichnen könnte, springt mit einer dicken Papille in das Lumen des Ureters vor und teilt, da sie sich auf gegenüberliegenden Seiten mit der Ureterwand verbindet, seinen Anfang in zwei Taschen (XX, 3). Weiterhin durchsetzt der kurze Harnleiter das subcutane Gewebe, um sich mit feinem Porus in den Enddarm zu öffnen, kurz vor dem After. v. Wissel zeigte, daß diese von Plate nachgewiesene Öffnung nicht die einzige ist. Vielmehr erweitert sich der Ureter, während er durch die Haut zum Rectum tritt, ein wenig und treibt zwei Kanäle (XX, 2). Der nach oben gerichtete ist blind geschlossen, der untere aber öffnet sich nach außen in die Flimmerrinne, welche von der weiblichen Genitalöffnung aus nach vorn zieht. Wir haben also zwei zwar eng benachbarte, aber doch voneinander unabhängige Nierenpori, denen möglicherweise ein besonderer spekulativer Wert innewohnt (s. o.).

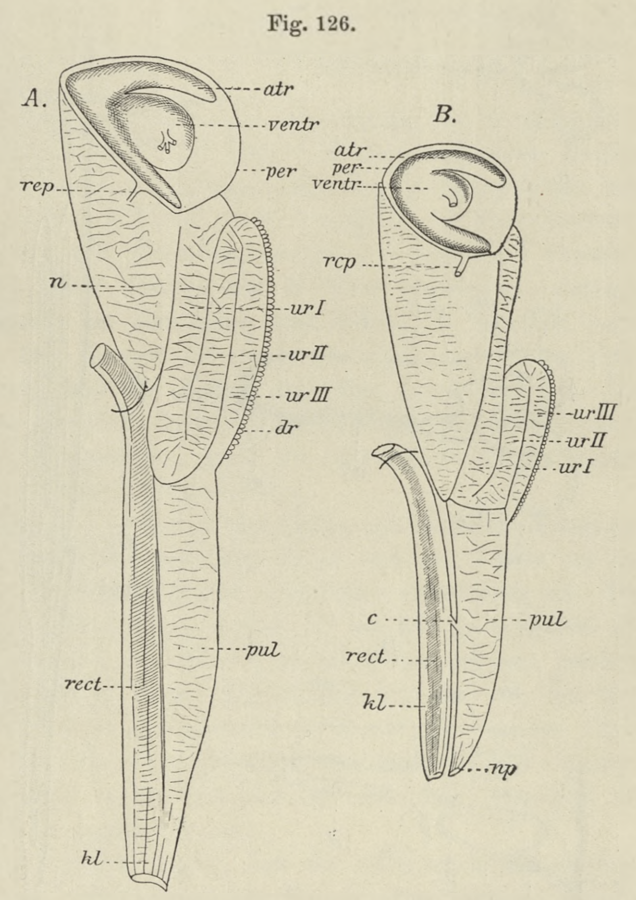
Harnconcremente fand zuerst v. Ihering in den Nephrocyten. Plate gibt an, daß Körnchen im basalen Teile sich finden, außerdem aber auch im distalen; sie sollen tingierbar sein, wie die Kerne. Er hält die letzteren für die Harnsäureconcretionen. Kein Beobachter aber gibt an, daß die Abscheidungsprodukte in besonderen Vacuolen liegen. v. Wissel beschreibt die Nephrocyten als kubisch mit basalem Kern und winzigen Concretionen. Sie entbehren einer besonderer Basalmembran und sitzen am Mantel einer dünnen Bindegewebsschicht auf, welcher weiterhin erst die Muskulatur folgt. Wo sie die Lungenwand berühren, sind sie von dem Epithel nur durch eine dünne Bindegewebslage geschieden. Von einem lacunären Bau der Nierenlamellen ist nirgends die Rede. Das

mehrschichtige Nierenepithel, das Joyeux-Laffuie beschrieb, wird zurückgewiesen. In der Nierenpapille wird das Epithel etwas feiner, als in der Niere, im Ureter wieder etwas höher, noch höher dann beim Übergange ins Rectum.

c) Die Vaginuliden.

Die nähere Kenntnis datiert vom Jahre 1897, in welchem sowohl Siegert wie Plate übereinstimmende Schilderungen von den Verhältnissen gaben, Siegert von verschiedenen Arten von den Seychellen und Ceylon, Plate von der neotropischen *Vaginula s. Veronicella Gayi*; Keller lieferte dann die ausführliche Beschreibung dieser Art. Fr. und P. Sarasin erweiterten die Kenntnisse durch anatomische und ontogenetische Studien an den malaiischen *V. boviceps* und *djiloloënsis*, die namentlich Plates theoretischen Folgerungen den Boden entzogen. Pelseneer endlich trat mit einer ganz neuen Deutung hervor.

Fig. 126.

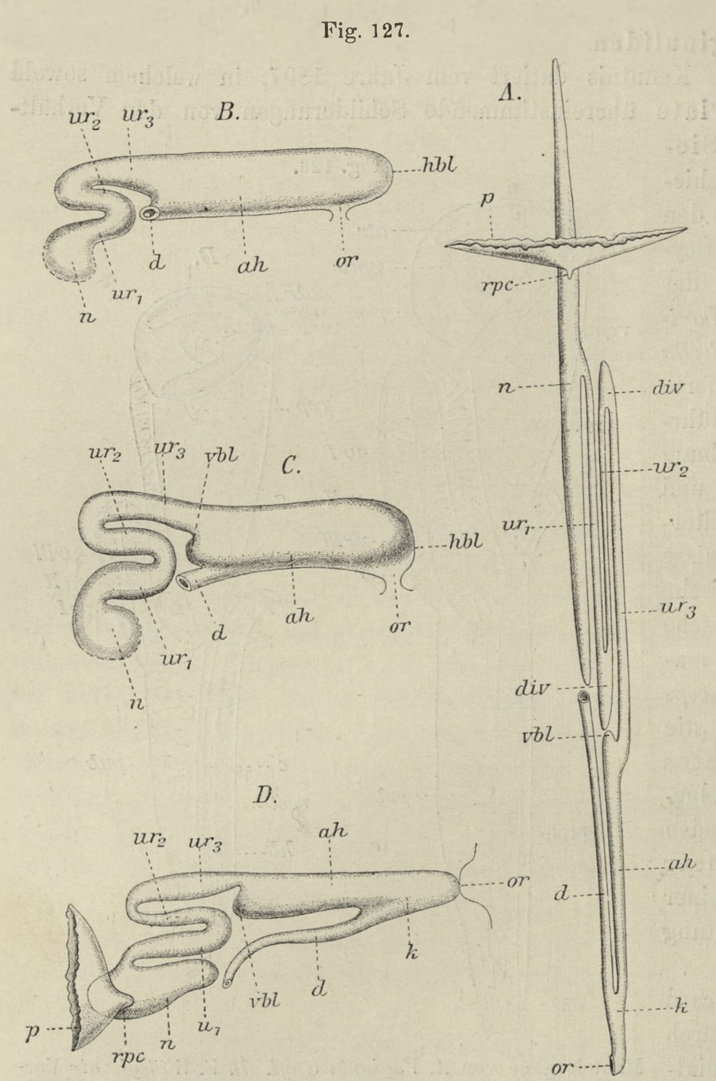



Mantelorgane von *A. Vaginula Gayi*. *B. V. Willeyi*. *atr* Vorhof. *c* Kanal. *dr* Drüsenbesatz des Ureters. *kl* Cloake. *n* Niere. *np* Nierenporus. *per* Pericard. *pul* Lunge? Ureter? *rect* Rectum. *rep* Renopericardialgang. *ur I*, *ur II*, *ur III* Ureterschenkel. Nach Keller.

An das Pericard schließt sich, durch den Renopericardialgang verbunden, das Nephridium an, bei den von Sarasins beschriebenen Arten als ein langer, bandartiger Körper, der noch weit nach vorn über das Pericard hinausragt, bei den übrigen als ein kurzer Keil, der am Herzbeutel beginnt und sich nach hinten bald zuspitzt. Bei allen Formen scheint die Gestalt mit dem Ausschlüpfen des Embryos festgelegt und unveränderlich. Vorn und rechts neben dem Pericard oder ein wenig

dahinter auf der rechten Seite öffnet sich der innere Nierenporus in den langen Ureter, der sich in drei Schenkel zusammenlegt, ähnlich wie bei *Ancylus* (s. o.). Unterschiede betreffen nur die Umbiegungsstellen der Schenkel, ihrer Lage und ihrer Form nach, die ersten werden durch wechselnde Länge der Schenkel bedingt, letztere kommen dadurch zustande, daß sich die Umbiegungsstellen zu Blindsäcken, die wohl bei ihrem geringen Lumen am ersten als Divertikel zu bezeichnen wären, verlängern können (Textfig. 127 *A*). Der dritte Ureterschenkel ist nach Siegert, Plate und Keller auf der rechten Seite mit flaschenförmigen, einzelnen Drüsen besetzt, deren Hälse gruppenweise die Ureterwand durchbrechen (Textfig. 126 *A*). Nachher verengert sich der dritte Schenkel etwas, um durch den Spalt in den in seiner Verlängerung liegenden Endraum überzugehen. Dieser Endschlauch, welchen alle Autoren als Lunge deuten, Pelseneer aber dem Ureter

Fig. 127.




*A*. Mantelorgane von *Vaginula djiloloensis*. *B*, *C*, *D* drei Embryonalstufen der Mantelorgane von *V. boviceps*. *ah* Atemhöhle (?). *d* Enddarm. *div* Ureterblindsäcke. *hbl* hinterer Blindsack der Atemhöhle. *k* Cloake. *n* Niere. *or* Ausmündung der Atemhöhle. *p* Pericard. *rpc* Renopericardialgang. $ur_1$, $ur_2$, $ur_3$ Ureterschenkel. *vbl* vorderer Blindsack der Atemhöhle. Nach P. und Fr. Sarasin.

zurechnet, verläuft neben dem Enddarm nach dessen Übertritt ins Integument und verbindet sich schließlich mit ihm zu einer Cloake, die hinten ausmündet. Abweichungen von dem allgemeinen Bild bestehen darin, daß die Lunge nach Sarasins Beschreibung noch einen kleinen Blindsack über den Ansatz des Ureters nach vorn schiebt (Textfig. 127 *vbl*), und daß bei *V. Willeyi* nach Kellers Darstellung, auf die wir gleich zurückkommen, Lunge und Enddarm getrennt dicht nebeneinander ausmünden (Textfig. 126 *B*).

Die Niere von *V. Gayi* ist innen stark trabekulär und lamellös, doch so, daß sie namentlich gegen den inneren Nierenporus zu einen großen Hohlraum als Urinkammer freiläßt. Plate fand sie voll weißer Excremente. Keller schildert die Nephrocyten als kubische Zellen mit frei vorspringenden Oberflächen, mit basalem Kern und kleinen Excretbläschen im Innern, wie sich solche auch in der Harnkammer finden, von Concretionen und Vacuolen meldet er nichts. Ich traf bei *V. Leydigi* in der Niere Zylinderepithel und große polygonale Zellen an, bereits mit spärlichen Vacuolen und gelben Körnchen. Bei *V. Hedleyi* war die Niere ebenso arm, dagegen mehr echte Concremente im Harnleiter und kräftig in Vacuolen sogar in der sog. Lunge. Die „Lunge“ ist im Innern faltig der Länge, mehr noch der Quere nach, und die Falten enthalten Lacunenräume. Das Epithel wechselt von ziemlich flachen durch kubische zu zylindrischen Zellen. Der Bau der Lungenwand greift bis weit hinauf auf den Ureter über. Ich sah nur niedriges Zylinderepithel.

Plates Auffassung, die er durch eine Reihe schematischer Konstruktionen zu begründen versuchte, geht nun dahin, daß der Ureter mit der Lunge zusammen als ein ursprünglicher Atemraum aufzufassen sei. Die Niere soll auf der einfachsten Stufe stehen, die bei den Harnorganen der Pulmonaten beobachtet wird, d. h. sie soll keinen Ureter besitzen, sondern durch einen einfachen Porus in die Mantelhöhle münden; wie bei Stylommatophoren, soll sich das Atemgewebe mehr um den inneren Porus gruppieren und der Hintergrund gegen die Niere hin frei davon bleiben. Bei der Umlagerung und Zusammenschiebung soll jener Abschnitt die Lunge, dieser den Ureter gebildet haben.

Sarasins Untersuchungen zeigen, daß die embryonale Entwicklung zu diesem Schema nicht paßt (Textfig. 127 *B*, *C*, *D*). Die Niere ist anfangs eine rundliche Blase, die sich erst nachträglich streckt. Sie geht gleich anfangs in einen dreischenkligen Ureter über, der schließlich in eine relativ weite zylindrische Atemhöhle mündet, die außer dem Ureter den Enddarm aufnimmt, am hinteren Ende blind geschlossen ist und sich vor diesem Ende seitwärts öffnet. Nachher setzt sich der Ureter durch Verengerung schärfer vom Atemraum ab, und der Enddarm spaltet sich seitlich nach hinten ab, während die Öffnung allmählich ans Hinterende sich verschiebt. Die Verhältnisse entstehen also gerade in bezug auf den Ureter und die Niere ganz kontinuierlich, und der Sarasinsche Vergleich mit dem Segmentalorgan eines Anneliden liegt nahe genug.

Pelseneer, der die anatomischen Schilderungen gelten läßt, schließt aus dem Epithel des Endabschnittes, daß er nicht als Lunge funktionieren könne, wozu ein völlig abgeflachtes Epithel nötig wäre, nach Analogie anderer Schneckenlungen (s. u.). Die Atmung wäre also der ganzen Haut zuzuschreiben. Der Beweis erscheint einleuchtend. Bisher scheint noch niemand Luft in der sog. Lunge beobachtet zu haben, noch viel weniger in dem engen Ureter, der mit als Lunge dienen soll. Gegen die Deutung als Respirationsorgan spricht wohl die Tatsache, daß man an konservierten Vaginuliden den Enddarm und die Cloake bis zum After meist mit Faeces vollgestopft sieht.

Vielleicht geben bei dem Wirrnis die Verhältnisse der *V. Willeyi* einen Wink. Nach Collinges Angaben sollte sich hier die Niere mit kurzem Ureter in den Enddarm öffnen, die Lunge aber völlig getrennt vom Pericard nach hinten ziehen, um mit dem Enddarm eine kurze Cloake zu bilden.*) Keller zeigt (l. c.), daß die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, wie bei *V. Gayi*, nur mit zwei Differenzen, einmal öffnen sich, wie erwähnt, die sog. Lunge und das Rectum getrennt nach außen, sodann aber schickt diese Lunge weiter oben einen engen Verbindungsgang zum Rectum (Textfig. 126 *B*). Kellers Gedanke, nun auch noch den Endabschnitt des Rectums für Luftatmung in Anspruch zu nehmen, ist schwerlich stichhaltig.

Übersicht.

Es lassen sich innerhalb der Soleoliferen trotz aller Verschiedenheit manche verbindende Züge feststellen, die besondere Beachtung zu verdienen scheinen. Gemeinsam ist allen die scharfe Trennung zwischen Nephridium und Ureter, die zum mindesten bald in der Ontogenie auftritt — für die Atopiden und Vaginuliden ist der Besatz des (distalen) Ureters mit Schleimdrüsen charakteristisch —, Vaginuliden und Oncidiiden haben, wie wenigstens bis jetzt in vereinzelten Fällen nachgewiesen wurde, die große Eigentümlichkeit doppelter äußerer Nierenöffnungen, von denen die eine in den Enddarm führt und eine Cloake bedingt, die andere selbständig nach außen führt neben dem After. Daß dabei die Länge dieser Teile bei den verschiedenen Uretern stark differiert, scheint an dem prinzipiellen Bestande nichts zu ändern. Bei der *Oncidiella* ist nach v. Wissel (s. o.) sowohl die Cloake als der selbständig mündende Ureterabschnitt ganz kurz, bei *V. Willeyi* sind beide lang; wesentlich aber ist, daß alle diese Kommunikationen sich vollziehen, nachdem der Enddarm ins Integument übergetreten ist. Die Bindung der Ureters ans Rectum ist bei allen drei Familien die engste, jedenfalls viel enger als die an die Lunge. Sarasins Abbildungen von den Entwicklungszuständen geben wohl die Möglichkeit zu neuen Spekulationen an die Hand. So könnte wohl die seitliche Öffnung des Endraums des jüngsten Embryos, die auf der Seite des Enddarms liegt, zum After werden, indem sich der After weiter ab-

*) W. E. Collinge, Report of the slugs. Willeys Zool. Results IV. 1899.

gliederte, die endständige Öffnung aber, die bei dem ältesten Embryo noch nicht durchgebrochen ist, zum „Pneumostom". Dann würden die fraglichen Verhältnisse hergestellt sein auch ohne Hinzuziehung konstruktiver Zwischenstadien. Doch muß die positive Feststellung der Zukunft überlassen bleiben.

### Die Janelliden oder Athoracophoriden.

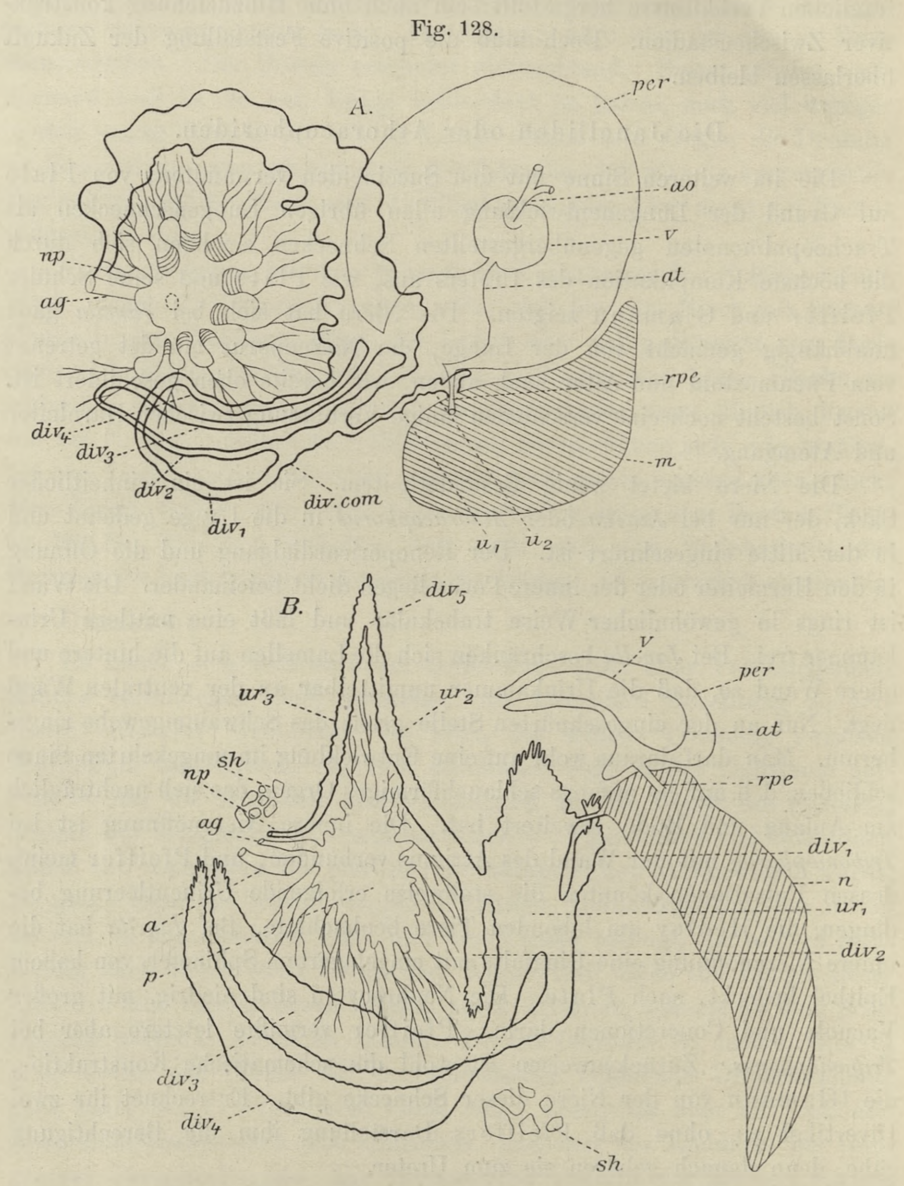
Die im weiteren Sinne mit den Succineiden verwandten, von Plate auf Grund der Lungenentwicklung allen übrigen Lungenschnecken als Tracheopulmonaten gegenübergestellten Schnecken zeichnen sich durch die höchste Komplikation des Ureters aus, wie Plate und seine Schüler Pfeiffer und Glamann zeigten. Die Niere hat sich bei *Janella* ganz unabhängig gemacht von der Lunge, der Nierenporus mündet getrennt vom Pneumostom und After nach außen, wie bereits oben geschildert ist. Sonst besteht noch eine verschieden innige Verbindung zwischen Harnleiter und Atemgang.

Die Niere bietet wenig Besonderheiten. Sie ist ein einheitlicher Sack, der nur bei *Janella* oder *Athoracophorus* in die Länge gedehnt und in der Mitte eingeschnürt ist. Der Renopericardialgang und die Öffnung in den Harnleiter oder der innere Porus liegen dicht beieinander. Die Wand ist rings in gewöhnlicher Weise trabekulär und läßt eine mittlere Urinkammer frei. Bei *Janella* beschränken sich die Lamellen auf die hintere und obere Wand so, daß die Urinkammer unmittelbar an der ventralen Wand liegt. Nur an der eingeschnürten Stelle greift das Schwammgewebe ringsherum. Man darf daraus wohl auf eine Entwicklung im umgekehrten Sinne schließen, d. h. auf ein anfangs schlauchförmiges Organ, das sich nachträglich am Anfang und Ende erweitert hat. Die innere Nierenöffnung ist bei *Triboniophorus* mit der Wand des Atriums verbunden; und Pfeiffer meint, dessen Pulsationen könnten die stoßweise erfolgende Urinentleerung bedingen, die Hedley am lebenden Tiere beobachtete. Bei *Janella* hat die innere Nierenöffnung eine Ringfalte mit eingelagertem Sphincter, von hohem Epithel bedeckt, nach Plate. Die Nephrocyten sind niedrig, mit großer Vacuole und Concretionen darin. Pfeiffer vermißte letztere aber bei *Triboniophorus*. Zurückzuweisen ist wohl die schematische Konstruktion, die Glamann von der Niere dieser Schnecke gibt. Er rechnet ihr zwei Divertikel zu, ohne daß Pfeiffers Darstellung ihm die Berechtigung gäbe, denn danach gehören sie zum Ureter.

Das Auffallendste ist nun die Umwandlung des Ureters zu einem nicht nur in eine Anzahl von links nach rechts und in entgegengesetzter Richtung verlaufenden langen Schlauche, sondern eine noch viel weitergehende Flächenvermehrung. Sie entsteht nicht nur durch Divertikelbildung an den Beugestellen wie bei *Vaginula*, sondern auch durch Hervorsprossen neuer Kanäle. Dazu kommt aber ein reicher Besatz aller der verschieden weiten Röhren mit kleinen Blindsäcken, die in den schema-

tischen Figuren weggelassen sind, sowie die Erweiterung und innere Faltenbildung der Kanäle. Eine besondere Steigerung erfährt der labyrinthische

Fig. 128.

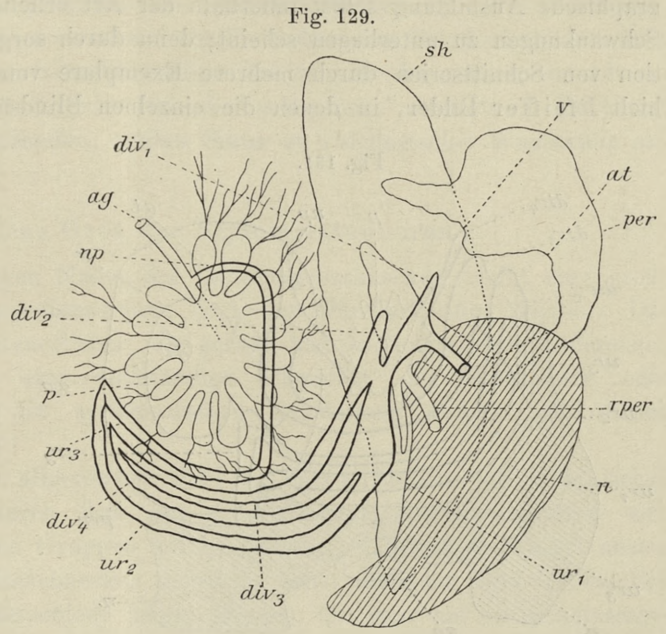



Mantelorgane von *Aneitella*. *A A. Berghi*. *B A. virgata*. *a* After. *ag* Atemgang. *ao* Aorta. *at* Vorkammer des Herzens. *div* Ureterblindsäcke. *div. com* Diverticulum commune. *n* Niere. *np* Nierenöffnung. *p* Lunge. *per* Pericard. *rpe* Renopericardialgang. *sh* Schale. *ur* Ureter. *v* Herzkammer. Nach Glamann und Plate.

Aufbau dadurch, daß einzelne der Blindschläuche mit ihren sich berührenden Enden verschmelzen und kontinuierlich ineinander übergehen können. Die Entwirrung gelingt nur mittels Schnittserien. Denn zwischen die

Kanäle, die oft in vertikalen Etagen übereinander zu liegen kommen und daher in den Figuren nur verzerrt wiederzugeben sind, schieben sich die massenhaften Röhren des Lungengewebes ein (s. u.); einzelne Divertikel steigen bis unter die Rückenhaut auf, andere schieben sich nach links bis zum Integument vor oder treten an die einfache oder mehrfache Schalentasche heran.

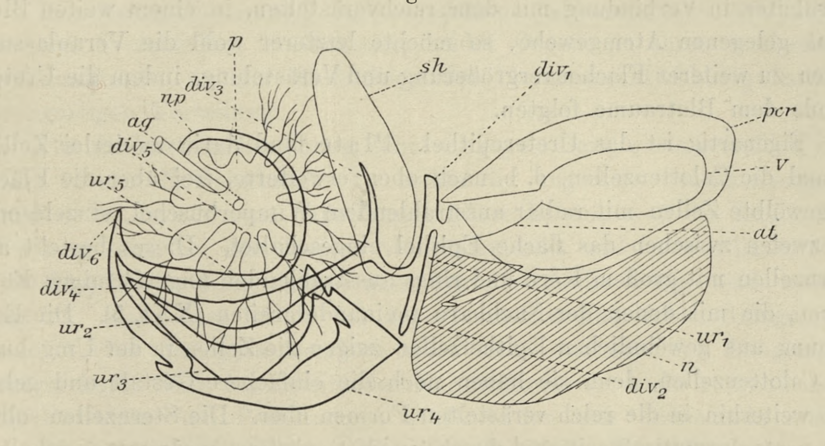
Fig. 129.




Mantelorgane von *Aneitea*. Erklärung wie in Textfig. 129. Nach Glamann.

Glamann hat versucht, durch Konstruktionen die einzelnen Stufen auseinander abzuleiten und durch hypothetische Zwischenstadien miteinander zu verbinden. Die Einzelheiten sind indes wohl zu unsicher, es wurde schon erwähnt,

Fig. 130.

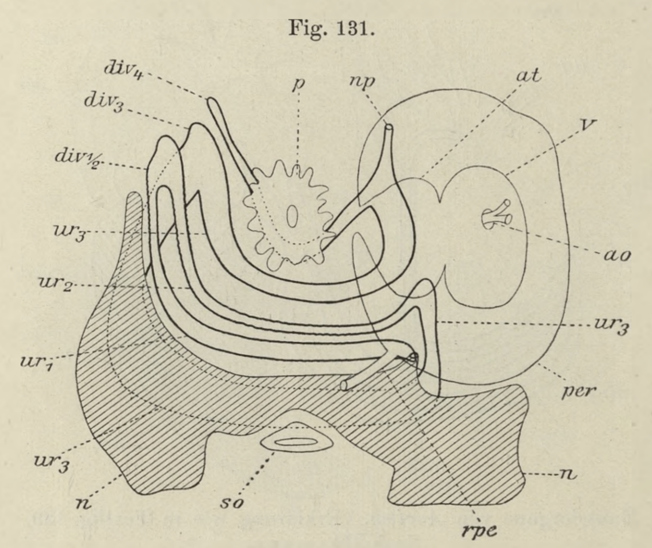



Mantelorgane von *Triboniophorus*. Erklärung wie in Textfig. 129. Nach Pfeiffer.

daß die Triboniophorusniere dem Schema zu Liebe von Glamann mißgedeutet wurde. So mag es das beste sein, die Verschiedenheiten aus der Betrachtung der Textfig. 128—131 abzulesen und vorläufig auf

die morphologische Deutung und Parallelisierung jeder einzelnen Röhre zu verzichten, wozu umsomehr Anlaß vorliegen dürfte, als die topographische Ausbildung selbst innerhalb der Art erheblichen individuellen Schwankungen zu unterliegen scheint; denn durch sorgfältige Rekonstruktion von Schnittserien durch mehrere Exemplare von *Triboniophorus* erhielt Pfeiffer Bilder, in denen die einzelnen Blindsäcke sich durchaus nicht der Zahl und Lage nach miteinander decken, von relativen Lage- und Längenverhältnissen ganz abgesehen.

Fig. 131.




Mantelorgane von *Janella*. Erklärung wie in Textfig. 129. *so* postpalliales Sinnesorgan. Nach Plate.

Vom Standpunkte einer allgemeinen Vergleichung leuchtet es ohne weiteres ein, daß sowohl die Vaginuliden wie die Ancyliden, namentlich letztere mit ihrer verschiedenen Anordnung der Ureterschenkel (Textfig. 123) gute Anknüpfungspunkte bieten. Denkt man sich einen derartigen Harnleiter in Verbindung mit dem reichverästelten, in einem weiten Blutsinus gelegenen Atemgewebe, so möchte letzterer wohl die Veranlassung geben zu weiterer Flächenvergrößerung und Verästelung, indem die Ureterwände dem Blutraume folgten.

Eigenartig ist das Ureterepithel. Plate fand darin zweierlei Zellen, einmal die Calottenzellen, d. h. nach oben erweiterte, frei über die Fläche vorgewölbte Zellen mit radiär ausstrahlendem Wimperbüschel, einzeln oder zu zweien zwischen das flache Epithel eingeschaltet. Dieses besteht aus Sternzellen mit großem Kern und rings ausstrahlenden fingerförmigen Fortsätzen, die mit denen der Nachbarn ineinandergreifen (XXI, 5). Die Entstehung aus gewöhnlichen Epithelzellen zeigen die Zellen in der Umgebung der Calottenzellen, denn sie haben noch die einfachere Gestalt und gehen erst weiterhin in die reich verästelten Formen über. Die Sternzellen sollen rein protoplasmatisch sein und durch eine Kittsubstanz zusammmen gehalten werden. Bei *Triboniophorus* traf Pfeiffer dieselben Sternzellen an, aber statt der Calottenzellen nur vereinzelte Gruppen gewöhnlicher Flimmerzellen.

Inwieweit Plates Annahme, die Niere liefere feste, der Ureter flüssige Abscheidungsprodukte, Gültigkeit hat, läßt sich an der Hand des konser-

vierten Materiales schwerlich entscheiden. Denn die Vorstellung, daß die Wasserabscheidung bei den nach Art gewöhnlicher Nacktschnecken hausenden Athoracophoriden der Flächenvergrößerung des Ureters entsprechend notwendigerweise auf ein Vielfaches vom Durchschnitt gebracht werden mußte, hat vielleicht weniger für sich als die andere, wonach ein primitiver, in drei oder vier Schenkel gebogener Ureter durch die Gunst eines ihn umschließenden, weiten Sinus zu mechanischer Wucherung angeregt wurde.

### Das Gros der Stylommatophoren.

Von der reichen Masse der Landlungenschnecken bleibt eine große Anzahl, deren Excretionsorgane noch der Durcharbeitung harren. Das scheint um so bedauerlicher, als gerade hier so tiefgreifende Differenzen vorkommen, daß eine vollständige Übersicht der Systematik oder doch mindestens der systematischen Darstellung äußerst willkommen sein würde.

Man kann im allgemeinen wohl den Satz aufstellen, daß die typischen Nacktschnecken durch ihre gut differenzierten Nierenverhältnisse sich scharf in bestimmte Gruppen zerlegen lassen, während umgekehrt unsere gemeinsten Gehäuseschnecken selbst in sonst einander nahe verwandten Formen große Unterschiede zeigen können, die zwar auf ein gemeinsames Prinzip gegründet, doch gewissermaßen ganz verschiedene Entwicklungsstufen festgehalten haben. Es ist, als wenn zwischen Lunge und Niere noch kein morphologisches Gleichgewicht hergestellt wäre, sondern fortschreitende Lungenentwicklung erst noch die Ausbildung des Harnleiters beeinflußte und anregte.

Wie wenig Niere und Lunge voneinander abhängig sind, zeigt sowohl die ganz verschiedene Ausdehnung beider Organe in ihren wechselnden Kombinationen, als die Stufenfolge der Harnleiterentwicklung in ihrer sprungartigen Verteilung.

Für die erstere Beziehung führt Semper Beispiele an, freilich nach seiner älteren Nomenklatur. So sollen die ungemein charakteristischen Cochlostylen immer eine bandförmige Niere haben, mag die Lunge kurz oder lang sein; bei den *Bulimus* von Südamerika und Neucaledonien (jetzt Heliciden) ist die Niere immer ganz kurz, wenn die Lunge auch noch so lang ist. Ganz kurz ist sie bei *Acavus haemastomus*, dessen Lunge recht lang ist, bei *Stenogyra decollata* aber trotz der enormen Lungenlänge äußerst kurz. Ein durchgreifender Parallelismus ist nicht vorhanden, bei den Pomatien und Pentataenien z. B. finden sich bedeutende artliche Verschiedenheiten in Form und relativer Größe der Niere, ohne entsprechende Differenzen in den übrigen Organen. Langgestreckte oder bandförmige Nieren stehen immer senkrecht zum Mantelrand und parallel zum Enddarm. Bei den Succineen ist die Niere umgekehrt breiter als lang, und ihre Anordnung ist rechtwinklig zur vorigen.

Bei den Gehäuseschnecken allein findet sich die einfache Niere ohne abgesetzten Ureter, wie bei den Basommatophoren, aber in noch weit stärkerer Ausprägung insofern, als der Abstand zwischen Nierenporus und Pneumostom weit größer sein kann und die Niere sich auf den Winkel des Atemraums neben dem Pericard beschränkt. Daran schließt sich aber unter Umständen die Neubildung des Ureters, eines primären sowohl wie eines sekundären, innerhalb der Lungenhöhle, der primäre ist auf die Nierenwand zurückgeschlagen, der sekundäre stellt zuerst eine Rinne dar, die neben dem Enddarm verläuft und sich allmählich durch Überwölbung zum Rohr schließt, Entwicklungszustände, die den Basommatophoren fehlen, und auf die sich die Iheringsche Theorie von den Nephropneusten in erster Linie stützte.

Ich gehe von den Nacktschnecken aus.

Arioniden, einschließlich Philomyciden.

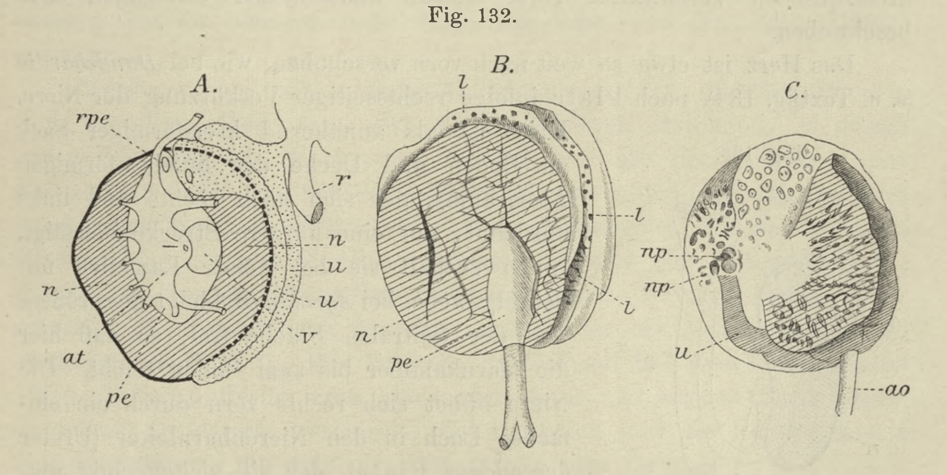
Die auffallenden Beziehungen zum Pericard, das bei den Philomyciden allmählich von der Niere umwachsen und bei den anderen völlig von ihr umschlossen wird, sind oben erörtert. Im einzelnen bestehen Differenzen in bezug auf die ungleichmäßige Breite des Ringes. Den Ureterverlauf kennen wir am besten von *Arion* selbst, wo eine Beschreibung von denselben Autoren vervollständigt wurde. Der Renopericardialgang wurde von Plate, Deschamps und Rolle*) beschrieben. Der vorn und oben gelegene innere Nierenporus führt in den geräumigen Anfangsteil des primären Harnleiters, der am rechten Nierenrande entlang nach hinten zieht und hier in den ziemlich weiten sekundären Harnleiter übergeht, der den primären Ureter und einen beträchtlichen Teil des rechten Nierenrandes besonders unten umgreift und dann vorn mit dem Enddarm ins Pneumostom mündet (Textfig. 132 *A*). Der sekundäre Harnleiter erweitert sich unmittelbar vor dem äußeren Nierenporus zu einer Tasche, die über ihn nach vorn hinausgreift (Deschamps). Beide Harnleiterabschnitte tragen im Innern Falten von verschiedener Ausbildung. Die Niere zeigt reichen Lamellenbau, der Ureter, namentlich der primäre oder rückläufige, hat seine dünne Wand in Falten gelegt. Die Umgebung der inneren Nierenöffnung trägt auf einer Strecke Flimmerepithel; die Lamellen tragen die üblichen Nephrocyten mit Vacuolen. Bei *Arion hortensis* fand Rolle keine Harnconcremente, wohl aber bei *A. empiricorum* die üblichen Kugeln. Nach Cuénot richtet sich die Größe der Vacuolen bei *A. empiricorum* nach dem Wassergehalt des Tieres. Der Ureter trägt kubisches, längsgestreiftes Epithel mit eingestreckten Calottenzellen, deren divergierende Cilien schwerlich Flimmerbewegungen auszuführen vermögen. Diese Anmerkung gilt für alle Calottenzellen, auch bei den übrigen Formen, ebenso für die von Plate aufgeworfene Frage, ob nicht alle die Querschnittsbilder vom gestreiften

*) G. Rolle, Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Jen. Zeitschr. für Naturw. XLIII 1907.

Ureterepithel auf einem Trugschluß beruhen und durch Sternzellen vorgetäuscht werden. Hier müssen Flächenbilder entscheiden. Das Ureterepithel, wie es Plate vom *Arion empiricorum* in Flächenansicht zeichnet (XXI, 4), läßt wenigstens den Beginn der Sternzellenbildung erkennen. Die gemeinsame Mündung endlich von Enddarm, Ureter und Atemhöhle, die man als Cloake bezeichnen kann, ist mit dichten, niedrigen Wimpern ausgekleidet. Der sekundäre Harnleiter entsteht, wie Heyder (l. c.) nachwies, als Rinne, die sich nachträglich zum Rohre schließt.

Die übrigen Gattungen sind nicht durchweg genügend untersucht. Bei *Anadenus* entspringt der Ureter hinten und zieht in schwachem Bogen zum Pneumostom (Textfig. 132 *B, C*), bei *Oopelta* scheint es ähnlich zu sein, nur daß er sich in seinem proximalen Teile enger an die Niere anschmiegt.

Fig. 132.




Mantelorgane von *Arioniden*. *A* Arion (ohne Lunge). *B* und *C* Anadenus. *A* von oben. *B* und *C* von unten. In *C* ist die rechte Nierenhälfte nach links zurückgeschlagen. *ao* Aorta. *at* Vorkammer. *l* Lunge. *n* Niere. *pe* Pericard. *pn* Pneumostom. *u* Ureter. *v* Herzkammer. *A* nach Deschamps. *B* und *C* nach Simroth.

schmiegt. Wenn auch die Untersuchung auf Schnittserien bei dem seltenen Materiale noch aussteht und der Ureterverlauf nicht hinreichend klar liegt so läßt sich doch schon behaupten, daß das mit Concrementen reich beladene Nephrocytenepithel bis in den Unterlauf des Harnleiters ausdehnt, annähernd bis zum äußeren Nierenporus. Bei *Anadenus* liegt der weite äußere Nierenporus innerhalb der Lunge neben dem Pneumostom, durch das der Harn entleert zu werden scheint. Eine manschettenartige Falte auf der dem Atemloch abgewendeten Seite des Nierenporus sorgt für die richtige Ableitung und verhindert den Erguß in die Lunge.

Der Umstand, daß das Nierenepithel im Ureter herabzieht, scheint wichtig für die Deutung, denn er schließt die Arionidenniere an die der anderen Formen an, bei denen der Unterschied zwischen Nephridium und gewundenem Harnleiter im embryonalen oder auch noch im reifen Zu-

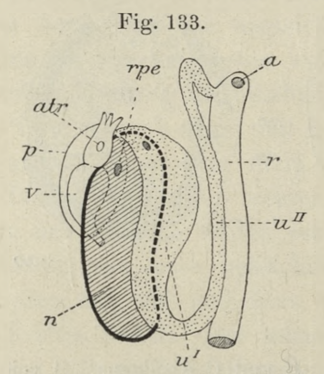
stande verwischt ist, d. h. an die Vaginuliden und Ancyliden, im weiteren Sinne auch an die Janelliden. In diesem Sinne schlug ich vor, Arioniden, Philomyciden, Vaginuliden und Janelliden als Klasturethra oder Knicknieren zusammenzufassen, wozu jetzt noch die Ancyliden zu rechnen wären.

### Limaciden und Urocycliden, Parmacella.

Ältere Schilderungen stammen namentlich von Leidy. Nachher nahm ich die Tiere vor. Meine Angaben sind von Behme referiert, von Plate revidiert worden; auch v. Ihering hat eine Korrektur angebracht, nicht ganz in Übereinstimmung mit letzterem. Sempers Skizzen und Notizen laufen auf dasselbe hinaus, was Plate angab. Über die Ackerschnecken hat Rolle kürzlich Bemerkungen hinzugefügt. Ich selbst habe die makroskopischen Verhältnisse einer Anzahl kaukasischer Gattungen dazu beschrieben.

Das Herz ist etwa so weit nach vorn verschoben, wie bei *Daudebardia* (s. u. Textfig. 134), nach Plate infolge rechtsseitiger Verkürzung der Niere. Diese ist als annähernd kreisförmiger Sack an Boden und Decke des hufeisenförmigen Atemraums, der sich nach rechts und links ausdehnt, auf eine kürzere Strecke befestigt. Innen enthält sie bei *Limax* Lamellen mit Sekretgewebe, bei *Agriolimax* bleibt der größere Teil der ventralen Fläche frei, so daß hier die Harnkammer bis zum Boden reicht. Die Niere öffnet sich rechts vorn durch ein einfaches Loch in den Nierenharnleiter (Ureter descendens Plate), der sie sichelförmig umfaßt, hinten quer verläuft und in den sekundären oder Darmharnleiter (Ureter ascendens Plate) übergeht. Dieser greift mit einem faltigen Blindzipfel, der nur wenig Drüsenzellen in der normalen Ureterauskleidung enthält, über das Nephrostom hinaus. Ich hatte diese Erweiterung als Schleimdrüse bezeichnet, während v. Ihering eine Schlinge darin sehen wollte, wie denn auch solche Endschlingen mit Sicherheit bei verschiedenen Formen vorkommen (s. u.). Plate nimmt an, daß die Öffnung früher weiter nach vorn lag, daß aber das Atemloch sich weiter nach hinten verschob, also eine Detorsionserscheinung. Der primäre oder Nierenharnleiter ist auf der Nierenseite stark faltig, mit Lacunen in den Falten, nahe der Nierenöffnung, im Ureterkopf trägt er Flimmerepithel, nachher von Stelle zu Stelle eine Calottenzelle. Ureter und Enddarm bilden eine flimmernde Cloake, die über dem Pneumostom getrennt ausmündet. Der Darmharnleiter hat eine Cuticula, die sich an vorspringenden Stellen stark verdickt

Fig. 133.




Niere von *Limax*. *a* After. *atr* Vorkammer. *n* Niere. *p* Pericard. *r* Rectum. *rpe* Renopericardialgang. *u I* primärer, *u II* sekundärer Harnleiter. *v* Herzkammer. Nach Deschamps.

und wie aus Stäbchen zusammengesetzt ist, die Flimmern vortäuschen können (Rolle). Bei *Agriolimax agrestis* vermißt Rolle durchweg Concremente in den Nephrocyten, die nur zum Teil wasserklare Vacuolen enthalten.

Bei *Amalia* ist die Niere, deren Ventralseite wieder frei ist von Secretgewebe, blattförmig erweitert (XX, 6). Der primäre Ureter geht aber weit nach links, die endständige Erweiterung am sekundären Ureter fehlt. Plate denkt wieder an Verschiebung durch Detorsion.

*Parmacella* schließt sich makroskopisch an *Limax* an, doch ohne die endständige Erweiterung, *Lytopelte* und *Mesolimax* an *Agriolimax*, namentlich erstere mit starker Endschlinge am Ureter. Auch *Metalimax*, in der Niere *Limax* ähnlich, hat eine Endschlinge trotz der vorderen Lage des Pneumostoms, *Monochroma* und *Gigantomilax* gleichen wieder mehr *Limax*, letzterer hat die Schlinge recht stark ausgebildet und ihre distale Hälfte erweitert.

*Paralimax* zeigt schon mehr Abweichungen. Die an allen Wänden stark lamellöse Niere trägt den weiten primären Harnleiter, in dessen rechte Wölbung der Nierenporus mündet, nur auf der Oberseite, eine Endschlinge fehlt. Der Nierenharnleiter hat namentlich auf der der Niere zugekehrten Wand die Wabentruktur eines Netzmagens, von der ventralen Fläche bleibt die dem Enddarm zugekehrte Hälfte glatt. Wabige Falten durchziehen den sekundären Ureter, distal verstärkt. Täubre zeigt auf Querschnitten die Ureterfalten. Sie sind niedriger als die Nierenlamellen und stark lacunös (XX, 7). Das kubische Epithel soll auf dem Faltenscheitel auf 6—8 Zellen Breite einen glänzenden Saum mit kurzen Cilien tragen; dazu hat der Ureter vereinzelte Calottenzellen und die Nephrocyten je eine Excretkugel, die sich mit Hämatoxylin blau färbt.

Bei *Urocyclus* liegt das Herz quer vor der halbkreisförmigen, ebenfalls quer gestellten Niere. Die Urinkammer erreicht die ventrale Fläche, der die Secretlamellen fehlen. Der primäre Ureter, dessen Lumen durch dichte, kulissenartig sich überschiebende Falten sehr verengert wird, zieht auf der oberen Seite der Niere, zwischen ihr und der Schalentasche nach links und unten, wo er in den sekundären umbiegt, im üblichen Verlauf am Enddarm ohne Endschlinge. *Urocyclus* steht somit wohl unter den Limaciden *Paralimax* am nächsten (1010).

Wesentlich scheint mithin für alle Limaciden die scharfe Trennung zwischen Niere, primärem und sekundärem Ureter, die wieder durch Weite und Verlauf sich unterscheiden, der primäre ist durchweg weiter und an die Niere gebunden, wie der sekundäre an den Enddarm.

### *Hyalina, Vitrina, Zonites, Helicarion* u. a.

Man wird diese um so besser hier anreihen können, als die von Behme untersuchten Vertreter einschließlich der von Plate zerlegten *Vitrina* sich ohne weiteres an *Limax* angliedern, ohne die Erweiterung

am Ende des geschlossenen sekundären Ureters. Die Verlegung des Pneumostoms nach rückwärts führt bei *Vitrina* zur stärkeren Verschiebung der Niere nach links. Die Concremente sind bei *Vitrina pellucida* nur 0,011 mm groß, rund, oval, unregelmäßig, einzeln oder zu Drüsen verbunden, bei *Hyalina radiatula* etwas größer und drüsig. Bei *Zonites* sind die Concretionen während des Sommers nach Nalepa durchsichtig und blaßgelblich, im Winter werden sie schmutziggelb. Im übrigen sind sie regelmäßig oder drusig, mit verschiedener Schichtung und radiärer Streifung, mit einem ebenso formwechselnden Zentralkörperchen, auf welches im polarisierten Lichte das Achsenkreuz nicht mit übergreift.

Hierzu kommt nach Semper *Helicarion*, nach Wiegmann *Nanina* und *Macrochlamys*.

### Testacelliden und Verwandte.

Plate hat *Daudebardia* und *Testacella* am genauesten untersucht und die Angaben Lacaze-Duthiers über die letztere mit verwandt.

Bei *Daudebardia rufa* sind alle Teile vorhanden, Nierensack, Nieren- und Darmharnleiter oder Ureter descendens und ascendens. Die Niere liegt mit dem Herzen und dem Atemgewebe der Decke an. Das Pericard liegt sehr weit vorn, zum Teil unter der Niere, die Vorkammer nach vorn. Der Nierenharnleiter, der rechts neben der Niere verläuft, ragt vorn noch über die Nierenspitze hinaus. Ureter und Enddarm bilden zusammen eine Cloake, die wieder in den Atemgang führt, so daß schließlich nur eine Öffnung außen sichtbar ist. Die Lunge liegt der Hauptsache nach hinter dem Herzbeutel.

Bei *Libania* (*D. Saulzyi*) sind die Lagebeziehungen durch die Ausdehnung des Lungensackes zu Spalträumen, die bis zur Sohle hinunterreichen, unter Einsenkung des Diaphragmas in die Leibeshöhle verschoben. Der rechte, stärkere Raum hat den Hauptzug ausgeübt. Dadurch ragen Niere und Herz bruchsackartig in den Atemraum hinein, der Herzbeutel liegt unter der Niere, der primäre Harnleiter oder Ureter descendens über ihr, mit etwas gewundenem Verlauf. Der Nierensack gibt einen Zipfel in das kleine Gewinde. Die Cloake mündet getrennt vom Atemloch aus, das hier nicht zu einem Atemgange verlängert ist.

Bei den Testacellen ist bloß der primäre Harnleiter angelegt; er entspringt am hinteren Ende der Niere und öffnet sich hinten in die Lungenhöhle. Der Harn wird durch Flimmerepithel zum Pneumostom befördert. Mit der Umkehr sind Herzkammer und -Vorkammer in dem rechts von der Niere liegenden Pericard vertauscht, erstere ist nach vorn, letztere nach hinten gerichtet. Dabei sind die Organe ebenso bruchsackartig vorgewölbt, weil die Lunge gleichfalls zu Luftsäcken, welche die Reserveluft mit unter die Erde nehmen, erweitert ist. Während die Verhältnisse bei *Testacella Maugei* auf diesem Stadium bleiben, weichen sie bei den übrigen (*T. Gestroi*, *haliotidea*, *bisulcata* und *fischeriana*) noch weiter

ab, dadurch daß der vordere größere Teil des Nierensacks und der Herzbeutel in den vorderen Luftsack hineinragen und damit aus der eigentlichen Mantelhöhle sich entfernen. Der Ureter beginnt mit einer sackförmigen, faltigen Erweiterung, die sich größtenteils nach vorn über die Niere hinüberlegt. Daß das Pericard rechts von der Niere liegt, ist die Folge des rechten größeren Luftsackes. Die inverse Lagerung von Kammer und Vorkammer wird bedingt durch die Lebensweise der Schnecken: das Hinabkriechen in die Regenwurmlöcher führte zur Ver-

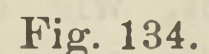
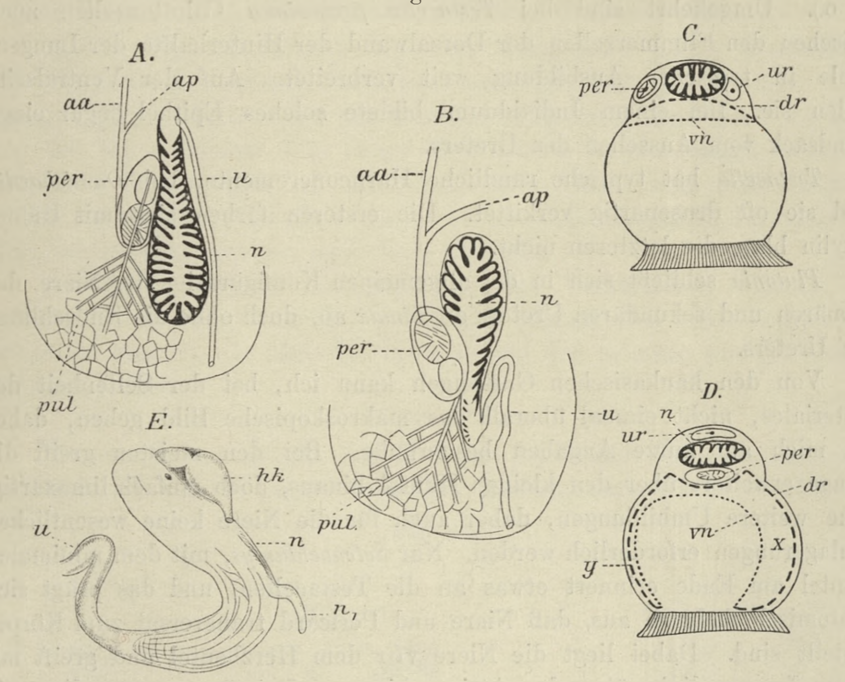


Fig. 134.




Mantelorgane von Raublungenschnecken. *A* hypothetische Stammform der *Testacelliden*. *B* hypothetische Stammform von *Testacella*. *C* Querschnitt durch *Daudebardia rufa*. *D* Querschnitt durch *Libania*. *E* Niere von Phrixolestes. *aa* Aorta anterior. *ap* Aorta posterior. *dr* Diaphragma. *hk* Herzkammer. *n* Niere. $n_1$ Nierenblindsack. *per* Pericard. *pul* Lunge. *u* Ureter. *x*, *y* Lungenerweiterungen. *A*—*D* nach Plate. *E* nach Simroth.

lagerung der klein gebliebenen Schale ans Hinterende; die Erweiterung des Atemraumes über die Schale hinaus und der damit von vorn her wirkende Zug brachte die Umkehr. Plate hat an verschiedenen schematischen Figuren den Hergang zu erläutern gesucht (Textfig. 134). Lang konstruierte die Zeichnung einer hypothetischen Zwischenstufe.

Da bei den Daudebardien der sekundäre Ureter vorhanden ist, bei den Testacellen nicht, so können beide nach Plates Meinung nur von einer gemeinsamen, den ersteren näher stehenden Stammform abgeleitet werden.

Von Plates histologischen Angaben folgendes:

Nur bei *Testacella Maugei* scheinen die Cilien, wie normaler Weise überall auf dem Atemgewebe, so auch in der Harnfurche zu fehlen, außer in der Umgebung des Afters. Der Harn kann aber hier leicht durch eine von der vorgewölbten Leber und den Boden der Mantelhöhle gebildeten Rinne entleert werden. Die anderen Arten führen ihn durch Wimperung aus.

Der sekundäre Ureter von *Libania* zeigt keine Calottenzellen, sondern ein gleichmäßiges Flimmerepithel, wie es von *Ancylus* angegeben wird (s. o.). Umgekehrt sind bei *Testacella fischeriana* Calottenzellen auch zwischen den Flimmerzellen der Dorsalwand der Hinterhälfte der Lungenhöhle in typischer Ausbildung weit verbreitet. Auf der Ventralseite fehlen sie. Bei einem Individuum bildete solches Epithel sogar einen Blindsack vom Aussehen des Ureters.

*Testacella* hat typische rundliche Harnconcremente, bei *Daudebardia* sind sie oft drusenartig verkittet. Die ersteren färben sich mit Hämatoxylin blau, die letzteren nicht.

*Plutonia* schließt sich in der allgemeinen Konfiguration der Niere, des primären und sekundären Ureters an *Limax* an, doch ohne die Endschlinge des Ureters.

Von den kaukasischen Gattungen kann ich, bei der Seltenheit des Materiales, nicht einmal überall das makroskopische Bild geben, daher ich mich auf kurze Angaben beschränke. Bei den meisten greift die Lunge erweitert über den kleinen Mantel hinaus, doch einfach limaxartig, ohne weitere Umbildungen, daher auch für die Niere keine wesentlichen Umlagerungen erforderlich werden. Nur *Selenochlamys*, mit dem minimalen Mantel am Ende erinnert etwas an die Testacellen, und das prägt sich anatomisch dadurch aus, daß Niere und Pericard transversal zum Körper gestellt sind. Dabei liegt die Niere vor dem Herzbeutel und greift mit einem Lappen links über das Atrium hinaus. Bei *Parmacellilla* liegt sie der Längsachse parallel, der kurze sekundäre Ureter erweitert sich zu einer Endblase. Bei *Chrysalidomilax* ist die Niere gestreckt und umgekehrt **S**-förmig gewunden, wobei sich der Kopf zwischen die Herzvorkammer und das Atemareal einschiebt. Hinten reicht sie bis weit nach rückwärts zum Atemloch, so daß ein Ureter überhaupt zu fehlen scheint. Bei *Trigonochlamys* scheint die Ähnlichkeit mit *Limax* am größten, wieder hat der sekundäre Ureter die endständige Erweiterung. Daran schließt sich *Pseudomilax* an mit etwas mehr gestreckter Niere. Wenn *Hyrcanolestes* die gleichen Umrisse zeigte, so blieb es doch unsicher, ob ein primärer Ureter vorhanden ist, oder ob die Niere hinten gleich in den sekundären Harnleiter, der die Enderweiterung trägt, übergeht. Es wäre dann allerdings morphologisch wohl anders zu deuten (s. u.). *Phrixolestes* endlich (Textfig. 135 *E*) hat wieder die Niere mehr schlauch- oder bandartig, ähnlich gekrümmt wie bei *Chrysalidomilax.* Der primäre Ureter blieb unsicher,

der sekundäre war der einzige unter den kaukasischen Formen, bei dem die Endblase nicht durch einfache Erweiterung, sondern durch Schlingenbildung zustande kam. An der Niere fiel ein Blindsack auf, der ganz vereinzelt dasteht.

Die Übersicht lehrt, daß bei *Selenochlamys* eine Verlagerung von Pericard und Niere eingetreten ist, während die übrigen die Verschiebung des Atemlochs nach hinten durch Erweiterung der Schlingenbildung am Ureterende zum Ausdruck bringen.

### Andere beschalte Raublungenschnecken.

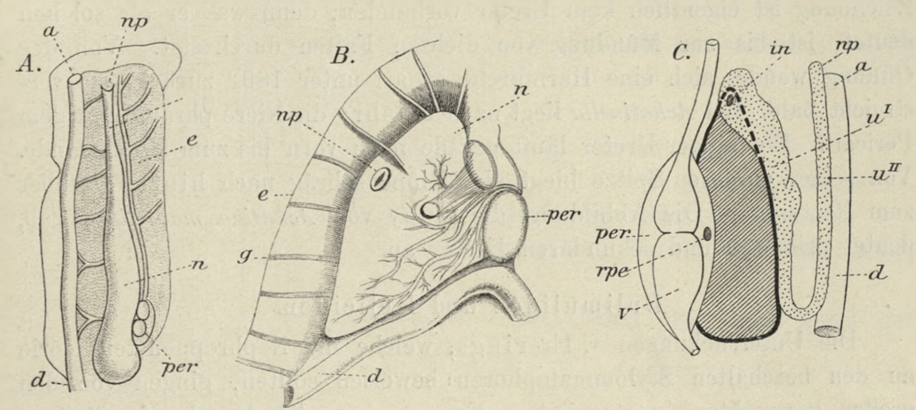
Hiervon hat namentlich Beutler *Paryphanta* genau beschrieben. Die Niere trägt ringsum Lamellen, zum Teil mit Querbrücken. Der primäre Ureter beginnt mit einer Erweiterung der „Harnblase". Er läuft auf der Niere zurück und öffnet sich hinten in die Lunge, denn ein sekundärer Ureter fehlt, er wird durch eine Rinne neben dem Enddarm ersetzt, sie trägt, wie der glattwandige Ureter, Zylinderepithel; die typischen Harnconcremente sind schwach blau tingierbar.

*Glandina* hat nach Semper dieselben Verhältnisse, Öffnung des primären Ureters im Grunde der Lunge, Mangel des sekundären. Bei *Streptaxis* dagegen ist nach Ihering sowohl der primäre wie der sekundäre ausgebildet.

### Pupiden.

Hiervon haben Braun und Behme *Pupa*- und *Buliminus*-Arten geschildert, ich den *B. pruinus* von den Azoren, dazu Plate *B. obscurus.*

Fig. 135.




Mantelorgane von *A Buliminus pupa*. *B Borus ovatus*. *C Helix pomatia*. *a* After. *at* Vorkammer. *g* Falten. *i.n.p* innere Nierenöffnung. *l* Lunge. *n* Niere. *np* äußere Nierenöffnung (in *B* = *i.n.p*). *per* Pericard. *rpe* Renopericardialgang. *u I* primärer, *u II* sekundärer Harnleiter. *v* Herzkammer. *A* nach Behme. *B* nach v. Ihering. *C* nach Deschamps.

Die Schlüsse, die er von der Gattung ableitet, werden hinfällig, da er das Genus mit dem neotropischen *Bulimus* verwechselt.

Die Schnecken haben Basommatophorenniere, das Organ verjüngt sich bald und läuft dem Enddarm parallel in einiger Entfernung von ihm zum Atemloch (Textfig. 135 *A*). Plate bemerkt, das *B. obscurus* die einzige Form ist, bei der bisher im Ureter gar keine Flimmerzellen zu finden waren. Doch hat er die anderen hierher gehörigen nicht geprüft.

Die Harnconcremente verhalten sich sehr wechselnd, namentlich dem Durchmesser nach. Das tritt hervor, wenn wir die Tiere nach der Größe ordnen.

Größe der Concremente.

| | |
|---|---|
| *Buliminus radiatus* . . . | 0,015 mm, |
| *Buliminus obscurus* . . . | 0,039 mm, |
| *Pupa avenacea* . . . . . | 0,045—0,051 mm. |

Man kann fast behaupten, daß hier die Größe der Harnkugeln im umgekehrten Verhältnis steht zur Größe der Tiere. Die Concremente sind fast durchweg kugelig, konzentrisch geschichtet und radiär gestreift, bei der *Pupa* oft ein runder oder dreieckiger goldgelber Kern, darum hellere und endlich dunklere Schichten.

### Achatiniden, Stenogyriden, Clausiliiden.

*Clausilia* hat nach Behme, so gut wie *Rumina decollata*, den vollkommenen Bau mit primärem und sekundärem Ureter, *Cochlicopa lubrica* dagegen wieder den der Pupiden. Dabei ist die Niere von *Clausilia* nach Wiegmann dreimal, bei *Rumina* nur doppelt solang als das Pericard. *Partula* hat nach Pilsbry die Niere von *Cochlicopa*, geradegestreckt. Doch liegt die Öffnung noch weit vom Mantelrande. Nach Sempers Zeichnung ist eigentlich kein Ureter vorhanden, denn was er als solchen deutet, ist bis zur Mündung von dichten Falten durchsetzt. Von der Öffnung wendet sich eine Harnfurche scharf unter 180° zurück, sie verstreicht bald. Bei *Achatinella* liegt nach Pilsbry die Niere parallel mit dem Pericard. Ein langer Ureter läuft gerade nach vorn bis zum Mantelrande. Von seiner vorderen Spitze biegt eine Rinne schräg nach hinten herüber zum Rectum. — Die Abbildung, die Quoy von *Achatina mauritiana* gab, deutet primären und sekundären Ureter an.

### Bulimuliden und Heliciden.

Die Untersuchungen v. Iherings, welche die Nephropneustentheorie an den beschalten Stylommatophoren beweisen sollten, gingen von den großen gestreckten, neotropischen Formen aus, die damals als *Bulimus* zusammengefaßt wurden. Sie ergeben die Reihe:

*Bulimus oblongus.* Die Niere öffnet sich mit einfacher Papille in die Atemhöhle. Primärer und sekundärer Ureter fehlen, resp. letzterer ist ohne Deckmembran (Textfig. 135 *B*).

*B. auris leporis.* Primärer und oberes Drittel des sekundären Ureters fertig gebildet, zwei Drittel des letzteren noch offen.

*B. papyraceus.* Primärer und obere zwei Drittel des sekundären Ureters geschlossen, nur das Endstück des letzteren, d. h. das zum Atemloch führende Drittel noch offen.

*B. blainvilleanus.* Auch der sekundäre Ureter ganz geschlossen.

Semper schied nach Gattungen, *Mormus papyraceus, Borus oblongus, ovatus, maximus, Dryptus blainvilleanus, Otostomus auris leporis. Mormus* und *Otostomus* kommen nach Martens zu *Bulimulus, Dryptus* und *Borus* nach Pilsbry zu den Acaviden, resp. Heliciden. Damit verlieren also v. Iherings Ableitungen als Spekulationen über unmittelbare phylogenetische Verwandtschaft ihren Wert. Doch bleibt der allgemeine Gedanke bestehen, daß der Entwicklungsverlauf in solcher Weise sich vollzog. So schildert erst neuerdings Marie Krahelska*, daß *Arianta arbustorum* in dem Längenverhältnis zwischen geschlossenem und offenem sekundären Harnleiter starke individuelle Schwankungen zeigt.

Dem Nierenbau nach können Bulimuliden und Heliciden nicht geschieden werden. Als charakteristisch für die Bulimuliden gibt Pilsbry die Kürze der dreieckigen Niere an, die das Pericard nicht übertrifft. Der primäre Ureter läuft nach rückwärts, der sekundäre ist fast immer ganz geschlossen, so bei *Bulimulus, Drymaeus, Placostylus, Orthalicus, Auris, Thaumastus, Amphibulima.*

Für die Heliciden scheint besonders bemerkenswert, daß zwar überall mindestens der rückläufige primäre Ureter vorhanden ist, daß aber *Vallonia* nach Behme als Ausnahme dasteht mit der Basommatophorenniere. Das Material läßt sich etwa so weit zur Übersicht orden:

Heliciden mit gestreckter Basommatophorenniere.

*Vallonia.*

Heliciden ohne Ureter, die Niere öffnet sich mit einfacher Papille in die Lunge.

Acaviden: *Borus.*

Heliciden mit rückläufigem primären Ureter.

Acaviden: *Dryptus.* Sekundärer Ureter ganz geschlossen.

*Gonostoma.* Sekundärer Ureter fast ganz geschlossen.

*Helix lenticula* Fér., *lens* Fér., *lenticularis* Morel., *maroccana* Mor., *obvoluta* Müll. u. a.

*Triodopsis.* Sekundärer Ureter öffnet sich etwas hinter der vorderen Nierenspitze.

*H. personata.*

*Fruticicola.*

a) *Petasia.*

*H. bidens.* Drei Viertel des sekundären Harnleiters geschlossen, ein Viertel offen.

b) *Trichia.*

---

* Marie Krahelska, Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. XLVI 1910.

*H. hispida* Z., *lucida* Zgl., *Erjaveci* Brus. Sek. Ureter öffnet sich unmittelbar vor der Nierenspitze.

c) *Monacha.*

*H. incarnata.* Sek. Ureter ganz offen.

f) *Carthusiana* Kob.

*H. carthusiana, syriaca* Müll. Sek. Ureter bildet eine offene Rinne.

g) *Eulota* Hartm.

*H. fruticum* Müll. Sek. Ureter ganz geschlossen.

*H. strigella* Drap. Sek. Ureter ganz offen.

*Campylaea.*

*H. cingulata* und 8 andere Spezies. Sek. Ureter ganz offen.

*H. cyclolabris.* Ein Viertel des sek. Ureters geschlossen, drei Viertel offen.

*Chilotrema.*

*H. lapicida* Z. Sek. Ureter ganz offen.

*Arianta.*

*H. arbustorum.* Sek. Ureter öffnet sich etwa in der Mitte der Niere. Individuell wechselnd (s. o.).

*Pentataenia.*

a) *Tachea.*

*H. nemoralis* und 4 andere Spezies. Sek. Ureter öffnet sich auf der Höhe der vorderen Nierenspitze.

b) *Macularia.*

*H. chorista* Bourg. Sek. Ureter öffnet sich etwa vor der Nierenspitze.

*H. vermiculata* und *Wagneri* Rossm. Sek. Ureter ganz offen.

*H. Coddringtonii.* $^5/_6$ des sek. Ureters geschlossen, $^1/_6$ offen.

c) *Iberus.*

*H. muralis* und 6 andere Spezies. Sek. Ureter ganz offen.

*H. niciensis* Fér. $^3/_4$ geschlossen, $^1/_4$ offen.

d) *Levantina* und e) *Eremia.*

*H. Maltziana* Parr. und *H. desertorum.* Sek. Ureter fast ganz offen.

f) *Pomatia.*

11 Arten. Sek. Ureter ganz geschlossen.

*Xerophila.*

a) *Euparypha* Hartm. b) *Heliomanes* Moqu.-Tand.

*H. pisana* und *variabilis.* Sek. Ureter ganz offen.

c) *Helicella* Moqu.-Tand.

*H. cretica* Fér. Sek. Ureter ganz offen.

*H. candicans, obvia, arenarum.* Etwa $^1/_{10}$ geschlossen, $^9/_{10}$ offen.

*Plectotropis.*

*H. sumatrana.* Niere doppelt solang als das Pericard. Sek. Ureter ganz geschlossen (Wiegmann).

*Hadra.*

*H. argillacea.* Niere dreimal solang als das Pericard. Sek. Ureter ganz geschlossen (Wiegmann).

*Helix quimperiana.* Sek. Ureter ganz geschlossen.

*H. noverca* Friv. Sek. Ureter ganz offen.

*Helix* von Colorado, unbestimmte Art. Der primäre Ureter reicht nur bis zur Hälfte der Niere rückwärts. Von da an offene Rinne (Semper).

*Amphidromus.*

*A. argillaceus.* Niere fünfmal solang als das Pericard. Sek. Ureter ganz geschlossen (Wiegmann).

*A. interruptus* hat sogar eine Niere von der sechs- bis siebenfachen Länge der Pericards (Jacobi).

Aus der Liste ergibt sich der reiche Wechsel oft innerhalb der einzelnen Gruppen. So unvollständig sie noch ist, scheint es doch, daß man eine geographische Folgerung ziehen kann: Bei den süd- und ostasiatischen Formen scheint die Durchbildung viel gleichmäßiger vollendet, bei neotropischen und namentlich europäischen Formen scheint sie vielmehr im Fluß.

Über den inneren Nierenporus macht Semper einige Angaben. Meist ist er ein einfaches Loch (oder ein enger Kanal, s. o.). Bei *Orthalirus phlogerus* ist er von einer doppelten Ringfalte (XX 9), bei *Dryptus blainvilleanus* wallartig umrandet, bei *Xesta mindanaensis* findet sich eine ovale, ziemlich große Klappe über dem weiten Loch, bei *Helicarion Cuvieri* sogar deren zwei. Auch die Lage wechselt etwas. Meist liegt er an der Nierenspitze, bei *Leuchroa* weiter dahinter am rechten, bei *Hadra* am linken Nierenrand u. dgl.

Ähnlich verschiebt sich der primäre Ureter, so daß er bald frei von der Lunge aus zu sehen ist, bald erst auf Querschnitten.

Bei *Helix* führt nach M. Krahelska aus der Niere ein feiner Gang in den taschenförmig erweiterten Anfang des primären Ureters. Er trägt viel feinere Cilien als der Renopericardialgang, die Wimpern sind distalwärts nach dem Ureter zu gerichtet. Das Wimperepithel geht über in das nicht wimperende der Tasche, dem zahlreiche Schleim- oder Becherzellen beigemischt sind.

### Patuliden s. Entodontiden.

*Patula rotundata* hat nach Behme einen völlig geschlossenen sekundären Ureter.

### Succineiden.

Zu den Elasmognathen hätten wir außer *Succinea* die Janelliden (s. o.) und *Hyalimax* zu rechnen, mit welch letzterem ich *Neohyalimax* einfach

zusammenwerfen zu sollen glaube.* Die braune Niere wird vorn und auf beiden Seiten von einem hufeisenförmigen Atemraum umschlossen. Der sekundäre Ureter ist mit verzweigten Falten ausgestattet (Pelseneer).

Bei *Succinea* fand Paasch den geschlossenen Ureter. v. Ihering, Semper und Behme haben näher untersucht. Ich folge letzterem, da er am genauesten beschreibt. Die drei deutschen Arten *S. putris*, *Pfeifferi* und *oblonga* stimmen genau überein. Die Lungenhöhle ist mehr in die Breite gezogen, als in die Länge. Die Niere liegt im Hintergrunde in transversaler Stellung. Es hat wohl wenig auffallendes, daß der innere Nierenporus unmittelbar am Pericard liegt, an der schmalen Basis, eben wegen der Umlagerung, für die Plate erst eine konstruktive Ableitung versucht. Der Ureter läuft am vorderen Rande entlang, also querherüber. Am rechten Ende der Niere angekommen, biegt er unter rechtem Winkel zunächst nach hinten und dann in einer scharfen Windung nach vorn, dem Enddarm entlang. Von ihm entfernt er sich nachher wieder, etwas links, um schließlich von links her ins Pneumostom herüberzubiegen. Als primärer Ureter ist der Harnleiter zunächst eng, an der Biegungsstelle erweitert sich das Lumen auf mehr als das Doppelte.

Die Concremente sind rundlich oder meist oval und gut geschichtet. Auffällig ist auch hier das Größenverhältnis, bei der kleinen *S. oblonga* erreicht ihr Durchmesser 0,040 mm, bei der viel größeren *S. putris* nur 0,025—0,030 mm.

Sehr auffällig waren die Harnconcremente bei *Hyalimax*, keine Kugeln, sondern scharfkantige Krystalle, zum Teil Drusen, anscheinend zum rhombischen System gehörig (XXI, 10).

### Die Öffnung des sekundären Ureters am Pneumostom.

Die Ausmündung des Harnleiters am Atemloch unterliegt feinen Differenzen, die schwer zu beschreiben sind. Plate läßt den geschlossenen sekundären Ureter bald allein, bald mit dem After in die Lungenhöhle ausmünden bei *Helix*-Arten, *Buliminus*, *Daudebardia*, *Vitrina*, *Hyalina*, *Zonites*, *Arion* usw., er läßt ihn mit dem After, getrennt von der Lungenhöhle, durch eine besondere Cloake in den Atemgang münden bei *Libania*, *Amalia*, *Limax*. Am schärfsten sieht man schon von außen bei *Agriolimax* diese Cloake als sichelförmige Spalte über dem Pneumostom, dem sie unmittelbar aufsitzt.

Nach Semper liegt der äußere Nierenporus in der Nähe des Afters am Lungenrande, also nach innen vom Pneumostom bei *Dryptus*, *Cochlostyla*, *Trochomorpha*, *Obbina*, *Hadra*, *Dorcasia*, *Telidomus*, *Pleurodonta*, *Mesodon*, *Eurystoma*, *Pomatia*, *Leucochroa*, *Mormus*, *Pelecychilus*, *Orthalicus*, *Placostylus*, *Achatina*, *Achatinella*, *Rhysota*, *Xesta*, *Macrochlamys*, *Zonites*, *Eurypus*, *Helicarion*. Meist aber öffnet sich der Porus dicht neben

---

* Simroth, Lissopode Nacktschnecken. Völtzkow, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905. Bd. II. 1910.

dem After außerhalb vom Atemloch in eine besondere Rinne, indem von beiden Öffnungen zwei Falten eine kurze Strecke parallel am Mantelrande entlang ziehen. Bei *Rumina decollata*, *Amphidromus maculiferus* und *Mesodon albolabris* vereinigen sie sich auf eine kurze Strecke miteinander, so daß eine Cloake entsteht. In anderen Fällen bilden sich die Falten zu Klappen um, welche den Abfluß regeln und dgl. mehr.

### Renopericardialgang. Calottenzellen.

Der Renopericardialgang zeigt verhältnismäßig wenig Unterschiede. Die Länge und Weite wechseln etwas. Bei *Paryphanta* ist er nach Beutler innen faltig. Die Länge wird wohl im wesentlichen durch Zufälligkeiten bestimmt. So fand ihn Plate bei *Amalia* besonders lang, weil er nicht, wie gewöhnlich, zwischen den Nierenlamellen, sondern auf dem Scheitel einer höheren Falte mündete. Doch sah ihn Semper bei *Buliminus radiatus* (XX, 10) als freien Trichter weit in die Urinkammer vorragen. Wesentlich ist die Auskleidung mit hohem Zylinderepithel, dessen wenige, aber kräftige Cilien stets nach der Niere zu gerichtet sind. Es setzt sich schärfer gegen das flache Epithel des Pericards ab als gegen das der Niere.

Wenn so die Wimpern stets mit der Stromrichtung übereinstimmen, so wird man fragen dürfen, ob die von Plate aufgefundenen Calottenzellen wirklich auch Flimmerzellen darstellen, für die sie allgemein gelten. Ihre Cilien strahlen stets radiär aus, ohne sich um die Richtung des Harnstroms zu kümmern. Sind sie nicht als starr zu betrachten? Freilich wird die Funktion unklar, wenn man nicht etwa in der Verhinderung allzu starker Stauung der Concremente ihre Aufgabe erblicken will.

Die Wimpern der Flimmerzellen entbehren übrigens nach Krahelska (l. c.) der Basalkörperchen, während solche denen der Calottenzellen zukommen.

### 2. Verwertung der Nierenanatomie für das System.

Die Tatsachen, welche in Sempers Arbeit zusammengestellt waren, sind von Pilsbry zu dem Versuche benutzt worden, eine systematische Gruppierung (s. S. 408) darauf zu gründen, unter Ausschaltung der Soleoliferen und Janelliden oder Tracheopulmonaten in Plates Sinne.

Die Oncidiiden würden dann kaum einen anderen Platz finden, als bei den *Orthuretra.* Man sieht ohne weiteres, daß durch solche Einteilung natürliche Gruppen auseinandergerissen werden, zum mindesten die Soleoliferen und die Elasmognathen. Aber auch die übrigen werden nur künstlich zusammengehalten. Die Arioniden fallen besser den *Klasturetra* zu als den *Sigmurethra*, und bei diesen haben wir ein fortwährendes Durcheinander von Formen mit und ohne sekundären Harnleiter. Die letzteren aber verdienen den Namen kaum, da die Hauptwindung fehlt. Dazu kommt eine ähnliche Unsicherheit bei den *Orthuretra*, die Abbiegung einer Harn-

| | | | |
|---|---|---|---|
| **Vaso-pulmonata** | *Orthuretra* | Unsichere Unterableitungen | *Patulidae*<br>*Pupidae*<br>? *Valloniidae*<br>? *Cochlicopidae*<br>*Achatinellidae* |
| | *Heteruretra* | *Elasmognatha* | *Succineidae* |
| | *Sigmuretra* | *Holopoda* | *Acavidae*<br>*Helicidae*<br>*Bulimulidae*<br>*Urocoptidae* s. *Cylindrellidae*<br>*Clausiliidae*<br>*Achatinidae* |
| | | *Agnathomorpha* | *Glandinidae*<br>*Rhytididae*<br>*Streptaxidae*<br>*Circinnaricidae* s. *Selenitidae* |
| | | *Agnatha* | *Testacellidae* |
| | | *Aulacopoda* | *Zonitidae*<br>*Limacidae*<br>*Endodontidae*<br>*Arionidae*<br>*Philomycidae.* |

Man könnte das System ergänzen durch

| | |
|---|---|
| *Klasturetra* . . . . . . . . . | *Janellidae*<br>*Vaginulidae.* |

rinne bei *Buliminus radiatus* u. dgl. *Testacella* würde durch sekundäre Verlagerung orthuretrisch sein.

Viel wichtiger scheint aber die Tatsache, daß die Gruppen auch die Basommatophoren unter sich aufteilen würden, nämlich

| | |
|---|---|
| *Orthuretra* . . . . | das Gros der Basommatophoren |
| *Sigmuretra* . . . . | *Pulmobranchia* (*Isidora*) |
| *Klasturetra* . . . . | *Ancylidae.* |

Man mag also wohl die Ausdrücke orthuretrisch und sigmuretrisch gebrauchen, um die vollkommene Ausbildung einer Schnecke in dem einen oder anderen Sinne kurz zu bezeichnen, schwerlich aber im streng phylogenetischen.

Ontogenetisch scheint den verschiedenen Formen dagegen ein bestimmter Wert zuzukommen. Braun hat darauf hingewiesen, daß bei *Helix* der primäre Harnleiter entwicklungsgeschichtlich mit der Niere zusammengehört als gemeinsame Anlage. Daß der sekundäre unabhängig

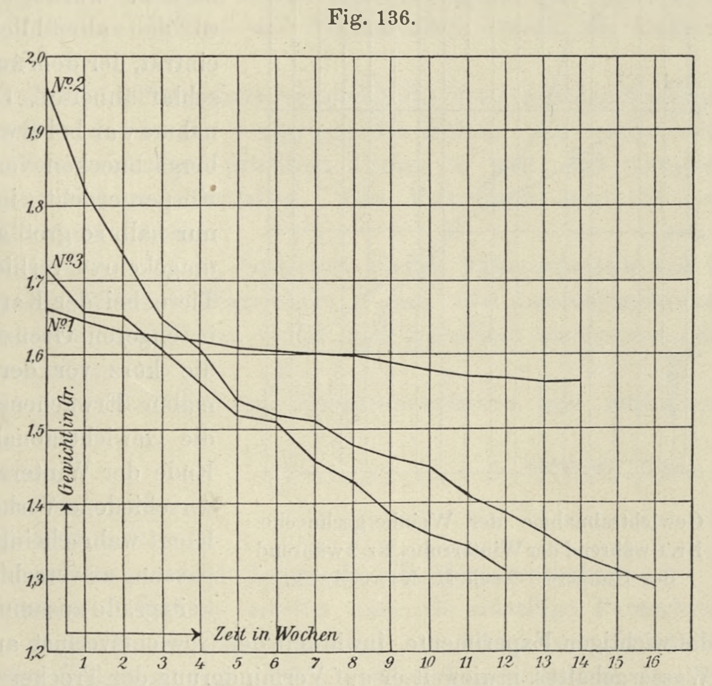
und nachträglich aus der Harnrinne entsteht, zeigt die anatomische Vergleichung. Sarasins fanden bei den Vaginulaembryonen außer der definitiven Nierenanlage (s. u.) keine Urniere mehr, und André macht darauf aufmerksam, daß die definitive Niere von *Ancylus* der embryonalen Urniere gleicht. Vermutlich haben wir daher anzunehmen, daß die Niere der *Klasturetra*, d. h. der Ancyliden, Vaginuliden und Janelliden sich nach Art einer geknickten Urniere anlegt, daß aber die Niere der *Orthuretra* und der *Sigmuretra* sich unabhängig von ihr bildet nach neuem Prinzip. Die weiteren Differenzen kämen dann auf Kosten verschieden gerichteter Lungeneinstülpung.

Das Weitere muß der Entwicklungsgeschichte überlassen werden.

### 3. Über das Verhalten der Niere während des Winterschlafes und Hungers im Gegensatz zum normalen.

Um die Unterschiede zwischen den Geweben normaler, hungernder und winterschlafender Schnecken zu studieren, stellte M. Krahelska (s. o.) zunächst eine Reihe von Versuchen an, welche den Gewichtsverlust während des Winterschlafs und des Hungers bestimmen sollten. Von einem eigentlichen Winterschlaf kann keine Rede sein; denn wenn auch die eingedeckelten Tiere extrem hohe und niedrige Temperaturen ertragen, so richtet sich doch die Frequenz der Herzschläge nach der Wärme, histologische und regenerative Vorgänge erleiden keine Unterbrechung. Im Winterschlaf wurden *Leucochroa candidissima*, *Helix pomatia*, *arbustorum* und *fruticum* untersucht, und zwar von der Weinbergschnecke halbwüchsige und erwachsene Tiere gesondert. Die Gewichts-

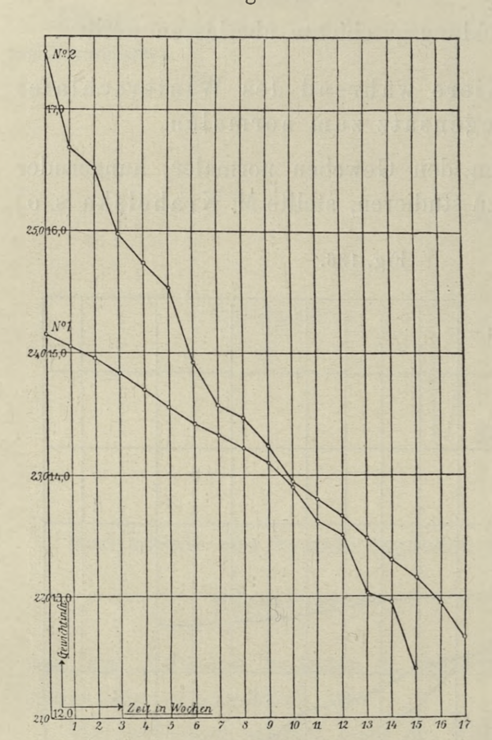
Fig. 136.




Gewichtsabnahme während der Winterruhe. Nr. 1 *Leucochroa candidissima*. Nr. 2 *Eulota fruticum*. Nr. 3 *Arianta arbustorum*. Nach M. Krahelska.

abnahme ist auffallend gering bei der mediterranen *Leucochroa*, die, in Katalonien gesammelt, offenbar an ungünstige Zeiten besonders angepaßt ist. Der Verlust betrug bei ihr kaum 6 %, während er sich bei *Eulota fruticum* auf 36 % steigerte (Textfig. 136). Hunger mit Trocknis hatte eine weit schnellere Gewichtsabnahme zur Folge als der Winterschlaf. Die Folge des Hungers ohne Wasserentziehung scheint noch niemand untersucht zu haben. Daß unsere gemeinen *Helix* bei Trockenhunger einen Gewichtsverlust bis zu 50 % ohne Schaden ertragen, bewies Sarbazès.* Dabei ergab sich eine wichtige Differenz (Textfig. 137). Im Winterschlaf war die Abnahme während der ersten Hälfte gleichmäßig, gegen das Erwachen dagegen wurde sie unregelmäßig periodisch. Umgekehrt war sie beim Trockenschlaf anfangs mit periodischem Wechsel verbunden, nachher wurde sie gleichmäßig, so daß allmählich ein Zustand eintrat, der dem normalen Winterschlaf ähnelte. Die Gewichtsabnahme war bei erwachsenen Weinbergschnecken von mehr als 20 g Körpergewicht im Winterschlaf nur halb so groß als bei jüngeren, umgekehrt verhielten sich die Tiere bei der Karenz, wenn auch in engeren Grenzen. Bei Tieren, die kurz vor der Zeit des normalen Erwachens starben, war die Gewichtsabnahme gegen das Ende der Winterruhe rapid. Das verschiedene Verhalten der Arten hängt wahrscheinlich mit der Anpassung an verschiedene Feuchtigkeitsgrade zusammen, doch stehen die wichtigen Experimente, inwieweit der Gewichtsverlust auf Abnahme des Wassergehaltes, inwieweit er auf Verminderung der Trockensubstanz beruht, leider noch aus. Dagegen wurde bewiesen, daß dem verschiedenen Verhalten bei Winterschlaf und Karenz ein entsprechendes Verhalten in Nierenveränderungen gegenübersteht.

Fig. 137.




Gewichtsabnahme der Weinbergschnecke. Nr. 1 während der Winterruhe. Nr. 2 während des Hungers. Nach M. Krabelska.

Die normale Niere besitzt nur eine Art von zylindrischen Nephrocyten, die höchstens auf der freien Kante der Lamellen größer werden.

* J. Sarbazès, Perte de poids considérable subie par diverses espèces du genre *Helix* mises à jeuner. Act. Soc. Linn. Bordeaux LVII.

Sie stehen auf einer homogenen Basalmembran. Die chromatinarmen, mit einem oder zwei Nucleolen ausgestatteten Kerne liegen basal. Junge Zellen haben einen freien homogenen Schutzsaum. Excretkörnchen und -tröpfchen treten zuerst im Protoplasma auf, die ersteren in doppelter Form, als gelbe nicht tingierbare, und als blasse, die sich leicht färben lassen. Die gelben werden im basalen Plasma selbst umgearbeitet, denn in der allmählich entstehenden terminalen Vacuole findet man nur die blassen, vielleicht mit einem gelben Saum. Durch Verschmelzung entstehen zunächst strukturlose Körperchen, die nachher krystallin werden, mit konzentrischer Schichtung und Strahlung um ein zentrales Korn. Die Art der Excretion wechselt nach der Natur, Konsistenz und Menge der Produkte, die dem Druck unterliegen. Feine Tröpfchen treten aus der Vacuole bei jungen Zellen durch den erwähnten hellen Saum, oder die Vacuole wird vesiculär ausgestoßen, ganz oder zum Teil, mit Flüssigkeit oder Concrementen ausgefüllt, mit feiner Plasmaschicht, oder reichliche feste Concremente endlich werden durch Defäcation entleert. Holokrine Ausstoßung ganzer Nephrocyten wurde bei Pulmonaten gar nicht beobachtet oder doch nur infolge von Degeneration, nicht als Drüsenentleerung.

Das perinephridiale Parenchym verbindet die Niere mit den Nachbarorganen und erfüllt die in ihr vorspringenden Falten. Es verschwindet zwischen der Niere und dem primären Ureter so weit, daß bisweilen selbst die Basalmembranen fortfallen. Das Parenchym zeigt die verschiedensten Elemente, nämlich:

hämolymphatische Lacunen, besonders in den Faltenscheiteln und in der Umgebung des primären Harnleiters — mit zwei Leucocytenformen, d. h. kleinen runden jugendlichen Zellen und typischen Amöbocyten, die aus jenen hervorgehen,

ein strukturloses Geflecht von Bindegewebsfasern und retikulären Zellen,

Pigmentzellen,

Leydigsche Bläschen,

Kugelzellen und

cystenförmige oder mucoide Zellen, die oft Mucin enthalten.

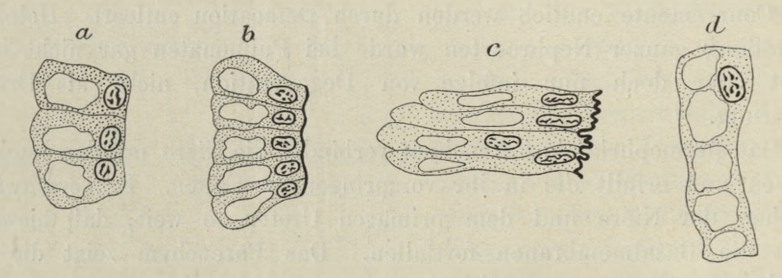
Die letzteren vier Formen werden auch als einzellige Parenchymdrüsen zusammengefaßt, die wahrscheinlich aus derselben Grundform hervorgehen; der Übergang von großen runden Leucocyten ist ziemlich sicher nachzuweisen. Wir kommen auf diese Dinge zurück (s. u.).

Soweit die normale Drüse.

Während der Winterruhe zeigt nun die Niere starke excretorische und gewebsbildende Fähigkeit, sie wird zum Excretspeicher. Die Lamellen wachsen, spalten sich und bilden Anastomosen, so gut wie beim gewöhnlichen Wachstum (vgl. o. *Siphonaria*). Die Entleerung des Excretes geht weiter, der Harn häuft sich in der Niere. Die Vacuolen der Nephrocyten

sind mit Concrementen erfüllt, die sich in krystalline umbilden. Das Protoplasma und der Nucleus nehmen eine für Stadien intensiver Tätigkeit charakteristische Struktur an, das im Herbst feinkörnige Cytoplasma wird immer mehr faserig, die körnchenförmige Anordnung des Chromatins netzartig. Die Basalmembran kräuselt sich und vergrößert die Kontaktfläche zwischen Nephrocyten und Blutlacunen. Aber die Zufuhr erfolgt nicht nur durch Osmose, sondern Amöbocyten wandern unmittelbar diapedetisch in die Epithelzellen ein, wo sie degenerieren. Die Nephrocyten entwickeln sich zu Excretbehältern, indem der Zelleib durch eine Reihe sukzessiv sich bildender Vacuolen sich in die Länge streckt, die Zellgrenzen verschwinden und aus dem regelmäßig einschichtigen Epithel ein unregelmäßiges Syncytium wird. Die Epithelien, die für die neugebildeten Faltenflächen nötig werden, entstehen nicht aus den vorhandenen Nephro-

Fig. 138.




Nephrocyten von *Arianta arbustorum*. *a* und *b* normal. *c* während der Winterruhe. *d* nach vier Monate langem Hungern. Nach M. Krahelska.

cyten, an denen keine Teilung vorkommt, sie stammen vielmehr aus dem Parenchym, aus rundlichen Kernen mit oft dürftiger Plasmahülle (XXI, 7—9). Sie werden auf Leucocyten zurückgeführt, die sich bald ebenmäßig mitotisch, bald durch unregelmäßige Fragmentierung vermehren. Die Kerne wandern in Syncytien ein, die teils parenchymatösen, teils epithelischen Ursprungs sein können und werden so zu Bildungsherden neuer Nephrocyten. Auch an alten Flächen treten sie auf an Stellen, wo lokale Degeneration des Epithels statt hatte.

Hier scheint der Hinweis am Platze, wie sehr die Angaben von der Beteiligung der Leucocyten an der Epithelbildung in der Niere mit denen von der Darmregeneration (s. o.) übereinstimmen.

Während des Hungers endlich verhält sich die Niere ganz anders. Die Excretion dauert zwar auch dann fort, und die Niere wird, da die Harnentleerung unterbleibt, zu einem Speicher. Aber es findet keine Anpassung an die erhöhte Tätigkeit durch Neubildung statt. Die Vacuolen werden enorm, während das Protoplasma schrumpft und der Kern infolge pyknotischer Degeneration chromatinreicher erscheint. Er kann schließlich in einzelne Inseln zerfallen. Doch zeigen selbst die Fragmente noch die

funktionelle Beziehung zur Abscheidung, denn in der Nachbarschaft der Inseln liegen die braunen Excretkörnchen (s. o.). Die Vacuolen schließen typische krystalline Concretionen ein. Die schrumpfenden Nephrocyten büßen auch hier ihre Zellgrenzen ein, aber das Syncytium umfaßt nicht nur sie, sondern zugleich die Elemente des geschrumpften Parenchyms.

### 4. Excretion und Excretionsprodukte der Niere.

Als Nierenexcret kommen natürlich in erster Linie die Concremente in Betracht, dazu aber wohl allerlei andere Stoffe, Wasser, Salzlösungen, die Abscheidung der Drüsenzellen im Kopf des primären Harnleiters (s. o.), vielleicht auch Blutkörperchen.

Daß die Entleerung bei den Janelliden stoßweise erfolgt, zeigte Hedley (s. o.). Daß sie im Hunger und Winterschlaf ganz unterbleibt, wurde erwähnt (s. o.). Cuénot aber machte darauf aufmerksam, daß bei unseren gemeinen Stylommatophoren die Ausstoßung der festen Concremente überhaupt nur in längeren Pausen von Wochen und Monaten geschieht (750 —754). Man findet dann den weißlichen oder gelblichen Klumpen meist neben den Faeces. Dieser Beobachtung steht gegenüber die viel häufigere, namentlich auf Reiz erfolgende Entleerung einer wässerigen, bei *Arion* bläulich milchweißen Flüssigkeit, die sich vielfach in die Rückenfurchen ergießt und vielleicht zur Befeuchtung der Haut dient. Es findet also sicherlich auch noch eine Filtration von Flüssigkeiten statt, wie sie durch Behme für die Niere von *Limnaea* festgestellt ist (s. o.). Wie sich die Nephrocyten verhalten, bleibt vielfach unklar; das geht aus den verschiedenen oben gemeldeten Befunden hervor, wo innerhalb einer Gruppe oft genug die Concremente bei einzelnen Arten oder Individuen vermißt wurden (s. Vaginuliden, Arioniden u a.). Wir wissen nicht, ob hier die Nahrung oder wechselnde Perioden in Frage kommen. Ebenso unsicher ist der Ort, wo die flüssigen Excrete gebildet wurden. Pericardialdrüse und Pericard, Niere, Harnleiter können einzeln oder zusammen wirken. Endlich fragt es sich, ob innerhalb der Ausleitungswege wieder Resorptionen eintreten können, wie ich sie mehrfach vermutet habe. Girod machte positive Angaben für die Weinbergschnecke, bei der er die Niere als „glande urique“ dem Harnleiter als „glande alcaline“ gegenüberstellt 792—793. Denn in ihm sollen die Drüsenzellen des Nierenkopfes ein Natriumsalz abscheiden, dessen Säure noch nicht festgestellt ist. In Berührung mit diesen Zellen soll sich die Harnsäure der Concremente auflösen, so daß sie nachher im weiteren Ureterverlaufe korrodiert oder ganz auf ihre organische Grundlage reduziert erscheinen. Cuénot suchte diese Angaben durch den Hinweis auf die gelegentliche Harnentleernng zu entkräften (l. c.), doch ohne eingehenden histologischen Beweis. Denn es kann weder die Tatsache genügen, daß gelegentliche Ausstoßung nachgewiesen wird, noch die neutrale Reaktion des gewöhnlichen Ureterepithels.

Die Harnconcremente

selbst sind weder nach ihrer Form, noch nach ihrer chemischen Zusammensetzung gleichmäßig.

Die verschiedenen, rundlichen, ovalen, drusig verwachsenen Formen s. o. Wenn sie aus einer organischen Grundlage bestehen, auf und in die sich die Excrete ablagern, um nachträglich sich krystallin umzuwandeln, so dürfte die Grundlage fehlen bei den Harnkörperchen von *Hyalimax*, wo sie vermutlich gleich als ausgebildete Krystalle erzeugt werden (s. o.). Der verschiedene Aufbau folgt schon aus ihrer verschiedenen Tingierbarkeit (Beispiele s. o.), ebenso aus einer zufälligen Beobachtung Sempers, wonach die Concretionen von *Helix lactea* meist bis auf die organische Grundlage aufgelöst, die von *Rumina decollata* aber, welche mit ihr eine Reihe von Jahren in demselben Glas in Alkohol aufbewahrt wurde, intakt geblieben waren. Dazu die Abscheidung verschiedener Konkremente und deren gegenseitige Überführung innerhalb derselben Nephrocyten (Krahelska). Als Stickstoffverbindungen kommen wohl in Frage: Harnsäure, zunächst von Cuénot zugunsten eines xanthialen Leucomains, vermutlich Guanin, geleugnet, später zugegeben, — Guanin, reine Harnsäure oder Urate — Xanthin,* kurz verschiedene Purinverbindungen. Bei *Helix pomatia* und *hortensis* kann nach Krukenberg und Ewald Guanin nicht nur neben der Harnsäure auftreten, sondern sie sogar gänzlich verdrängen.

Cuénot sah die stets sauer reagierenden Nephrocyten gelegentlich injizierte Farbstoffe (Methylgrün) absorbieren, die in der Regel von der Niere derselben Schnecke verschmäht werden.

Die wechselnde Größe der Concretionen hat am genauesten Behme gemessen. Einiges ist schon ausgeführt. Die Succineen bilden ein Beispiel dafür, daß unter sonst gleichen Umständen die Körperchen bei Trocknis an Umfang zunehmen. Ähnliches meldet Cuénot wenigstens für die Vacuole, die trocken gehaltenen Tieren ganz fehlen kann, so daß das Concrement unmittelbar im Cytoplasma zu stecken scheint, nach Verabreichung von Wasser aber auftritt, ein Fall, der für Wasserschnecken ausgeschlossen ist.

Leucocyten

werden, wenn sie im Harn angetroffen werden, meist auf zufällige Verletzung bei der Eröffnung der Schnecke geschoben. Krahelskas Angaben über die Einwanderung der Blutzellen ins Nierenepithel machen es wahrscheinlich, daß sie auch durch dasselbe treten und mit dem Urin nach außen gelangen können.

---

* Biel (Ein Beitrag zur Physiologie der Niere, Pflügers Arch. f. Physiol. XLVII 1890) gibt *Xanthin* für *Arion* an.

5. Blutversorgung der Niere.

Die Niere scheint ihr Blut auf verschiedenen Wegen empfangen zu können, teils durch eine besondere Arterie, teils aus dem venösen Blute, das der Lunge zuströmt, durch die Einschaltung eines Pfortaderkreislaufs, teils, was kaum davon verschieden ist, durch das Kiemenblut bei Siphonaria. Das Einzelne s. unter Kreislauf.

### c) Andere Excretions- und Speicherorgane.

Die Haut als Schleim, die Niere als Harn abscheidendes Organ scheinen nicht die einzigen Körperteile zu sein, welche die Entfernung überflüssiger Stoffe aus dem Organismus leisten mögen. Um experimentell festzustellen, welche Stellen in diesem Sinne in Betracht kommen, hat Cuénot Versuche gemacht mit einer langen Reihe von Farbstoffen, die, in den Körper meist durch Injektion eingefügt, ihre nachherige Lokalisation leicht verfolgen ließen. Obwohl nicht in den Rahmen normaler Vorgänge passend und auch biologisch wertlos, können sie doch auf allerlei Beobachtungen am normalen Körper Licht werfen. Cuénot experimentierte mit *Helix*, *Succinea*, *Arion*, *Limax*, *Limnaea* und *Planorbis*. Außer der Niere fand er noch drei verschiedene Excretionsorgane, nämlich die Leber, den Ausführungsgang der Fußdrüse und die Leydigschen Zellen des Bindegewebes.

Die Leber.

Nach Cuénot sind es nicht die Leberzellen, die Biedermann und Moritz als Resorptionszellen auffassen (s. o.), sondern die Secretzellen, in denen Farbstoffe aufgespeichert werden, und zwar sollen zwei verschiedene Formen da sein, die Fermentzellen autt., schwach sauer, nehmen carminsaures Ammonium auf, die kleineren „cyanophilen"-Zellen mehr die dem Grün benachbarten Pigmente. Die Abgabe nach außen erfolgt, wie bei den anderen Organen, nur ganz allmählich, je nach der Lebhaftigkeit der sonstigen Lebensäußerungen, im Laufe mindestens einer Woche, indem die Zellen abgestoßen und durch den Darm entleert werden. Weiter in den Körper werden die hier einmal aufgespeicherten Stoffe nicht eingeführt.

Cuénot meint, daß darauf die Giftfestigkeit der Schnecken gegen Pflanzenalkaloide beruhen möge. Das Gift von Digitalis, Aconitum und Solanaceen mag wohl in diesen Zellen festgehalten und allmählich wieder ausgeschaltet werden.

Die Fußdrüse.

Nur die beiden Nacktschnecken hielten saures Fuchsin im Epithel der Decke des Fußdrüßenganges, und zwar bei *Limax* nur in dessen hinterem Drittel fest.

Die Leydigschen Zellen.

Eine frühere Annahme, daß die Leydigschen Bindegewebszellen phagocytär wären, hat Cuénot später zurückgenommen. Sie sind Speicher-

organe, welche gelöste, und zwar nur nichtalbuminoide Stoffe durch Osmose aufnehmen. Sie bemächtigen sich solcher Substanzen, welche durch Leber und Niere nicht eliminiert werden. Gealtert werden sie oft durch Phagocytose von den Leucocyten abgebaut. Ihre Speicherstoffe werden vielfach in den normalen Kreislauf wieder eingeführt und nach Bedarf verbraucht. Cuénot will drei spezielle Differenzierungen unterscheiden,

Leydigsche Zellen, die Glykogen speichern, besonders in der Umgebung der Leber,

kleinere, deren Protoplasma stark vacuolisiert ist, mit kleinen blassen oder gelblichen Granulis, und

solche mit Kalkconcretionen.

Die zweite und dritte Sorte, besonders im Integument und an der Lunge verbreitet, nehmen auch Lackmus auf.

Hierher gehören alle die Parenchymdrüsen, die vorhin aus der Umgebung der Niere aufgeführt wurden. Namentlich die mucoiden und Kugelzellen scheinen hier wichtig. Sie enthalten wenig Protoplasma, dagegen zahlreiche zarte Granula (XXI, 11). Semper hielt sie für Fettzellen. Sie entsprechen den Mastzellen der Wirbeltiere. Nach Kollmann* und Krahelska sind sie vor der Winterruhe weit zahlreicher als nachher Sie gehören zu den Organen, welche zu Zeiten des Überflusses speichern für späteren Gebrauch.

Hierher gehört offenbar eine lange Reihe von Erscheinungen, von denen einiges angeführt sein möge.

v. Ihering beschrieb bei *Arion* ein Harnconcrement im Bindegewebe. Bei *Vaginula* mit wenig Harnconcrementen in der Niere fand ich solche zerstreut im Mesenchym. Bei *V. Hedleyi* glaubte ich, dieselben bräunlichen Concretionen, wie sie für die Nephrocyten charakteristisch sind, im Pigment der Haut wiederzuerkennen. Harnsäure oder Guanin liegt oft in dicken weißen Klumpen unter dem Epithel des Körpers bei Urocycliden, die ganz weiß erscheinen können, mit Ausnahme der Sohle. Dafür, daß solche Stickstoffprodukte zu bestimmten Zeiten an anderer Stelle wieder gebraucht werden können, spricht die Ablagerung im Penis von Oncidien nach Joyeux-Laffuie und Plate, dasselbe gilt aber vom Kalk in den Genitalorganen, namentlich in den Liebespfeilen, dazu die innere Schalenresorption bei Auriculiden und der stark wechselnde Kalkgehalt im Mesenchym auf der Innenseite der Körperwände von *Limax arborum*, in den Gefäßwänden von *Arion* u. dgl. Nur die derben Kalkconcretionen im Bindegewebe von Haut und Lunge der Basommatophoren (s. o.) scheinen unverändert zu bleiben. Dagegen gehören hierher vermutlich die Pigmente, die in ihrer chemischen Zusammensetzung so verschieden zu sein scheinen, wie die Nierenconcretionen. Will doch André auf Grund chemischer

* M. Kollmann, Recherches sur les leucocytes et la tissue lymphoïde d'Invertébrés. Ann. d. sc. nat. (Zool.). 9te Sér. VIII. 1908.



# Erklärung von Tafel XX.

Excretionsorgane: Morphologie.

Fig.

1—3 *Oncidiella juan-fernandeziana:*

1. Niere und Pericard, von unten gesehen. *nsp* Renopericardialgang. *pap* innerer Nierenporus. *per* Pericard. *re d* rechte, *re s* linke Nierenhälfte. *re d'*, *re d''*, *re s'*, *re s''* deren vordere und hintere ventrale Wülste.
2. Der Ureter im Querschnitt. *fl r* Flimmerrinne. *gef* Blutgefäß. *pap* innerer Nierenporus. *pul* Lunge. *re* Niere. *rec* Enddarm. *ur* Ureter.
3. Ureter und Nierenpapille im Querschnitt, senkrecht zum vorigen. *pap* innerer Nierenporus. *ur* seitliche Taschen des Ureters.
4. *Oncidium fungiforme* Stantsch. Die von der Dorsalseite geöffnete Lunge mit der Niere. *D* Diaphragma. *Hzk* Herzkammer. *Nr* Niere. *rckNr* und *vrnNr* rückläufiger und vorläufiger Schenkel der Niere. *Rp* Renopericardialgang. *U* verdickter Teil der Niere, wo der Ureter beginnt. *Vrh* Vorhof des Herzens.
5. Mantelorgane von *Trigonochlamys imitatrix Bttg.*, von unten. Das den Lungenboden bildende Diaphragma ist zerschnitten und auseinandergelegt. $d_4$ Enddarm. *hk* Herzkammer. *hvk* Herzvorkammer. *n* Niere. *pn* Pneumostom. *u* Ureter mit endständiger Erweiterung.
6. Niere von *Amalia* von unten. *hk* Herzkammer. *hl* Harnleiter. *hv* Herzvorkammer. *n* Niere.
7. Querschnitt durch die Mantelorgane von *Paralimax*, von hinten gesehen. *per* Pericard. *re* Niere. *rec* Enddarm. *ur* Ureter.
8. *Borus maximus.* Niere und Lunge. *dl* Darmlunge. *ho* Nierenöffnung. *n* Niere. *sp l* Spindellunge.
9. *Orthalicus phlogerus.* Schnitt durch die Niere. *i.n.o.* innerer Nierenporus. *n* Niere. *u''* primärer Ureter.
10. *Buliminus radiatus.* Durchschnitt durch die Niere. *n* Niere. *per* Pericard. *rpr* Renopericardialgang mit trichterförmiger Mündung in die Niere.

Fig. 1—3 nach v. Wissel. 4 nach Stantschinsky. 5 und 6 nach Simroth. 7 nach Täuber. 8—10 nach Semper.




C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

# Erklärung von Tafel XXI.

Excretionsorgane: Histologie.

Fig.

1. Normale Nephrocyten von *Helix (Arianta) arbustorum*.
2. Nierenepithel von *Limnaea stagnalis*. *exkrva* Vacuolen. *hkcr* Harnconcrement. *n* Nucleus.
3. Nierenepithel von *Helix arbustorum* in der Winterruhe. *ab* Amoebocyten.
4. *Arion empiricorum*. Epithel des primären Ureters von der Fläche gesehen.
5. *Aneitella Berghi*. Ureterepithel von der Fläche gesehen. *kz* Calottenzellen.

6—9. *Helix arbustorum*.

6. Epithel aus dem Ureter. Eine Calottenzelle zwischen zwei gewöhnlichen Epithelzellen.

7—9. Weiterbildung der Niere während der Winterruhe.

7. Bildungsknospe in der peripherischen Schicht des Nierenepithels.
8. Bildungsknospe, in deren Innerem die Ausscheidung begonnen hat. *ek* Ersatzkerne.
9. Einwanderung von Kernen aus der axialen Blutlacune einer Falte in deren epithelialen Überzug.
10. Harnconcremente von *Hyalimax*.
11. Kugelzelle (Mastzelle) aus dem Bindegewebe einer Nierenfalte von *Helix arbustorum*.

12 und 13. *Limnaea stagnalis*.

12. Querschnitt durch das Herz. *atr* Atrium. *pedr* Pericardialdrüse. *re* Niere.
13. Einzelne Zotten der Pericardialdrüse, stärker vergr. *mf* Muskelfasern. *px* Epithel der freien Enden.

Fig. 1, 3, 6, 7, 8, 9, 11 nach Krahelska. 2, 12, 13 nach Rolle. 4, 5 nach Plate. 10 nach Simroth.

kz 5. 4. 1. n 2. hkcr exkrva 11. ek 8. 7. 9. ab 6. 3. atr pedr 12. ve 13. pz 10. mf

C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig






---

Metzger & Wittig, Leipzig.